TOMETES MAKUE N. SP. (CHARACIDAE : SERRASALMINAE), UNE NOUVELLE ESPÈCE DU BOUCLIER GUYANAIS DÉCRITE DES BASSINS DU RIO NEGRO (BRÉSIL) ET DE L'ORÉNOQUE (VENEZUELA)

par

Michel JÉGU (1), Geraldo MENDES DOS SANTOS (2) & Elizabeth BELMONT-JÉGU (3)

RÉSUMÉ. - *Tometes makue* est une nouvelle espèce de *Tometes* du bouclier guyanais. Cette espèce diffère de *T. trilobatus* et de *T. lebaili* par un plus petit nombre de serrae prépelviennes et un plus grand nombre de dents au dentaire. Chez *T. makue* et *T. trilobatus*, la bouche est horizontale, alors qu'elle est oblique et tournée vers le haut chez *T. lebaili*. *T. makue* est aussi une espèce rhéophile endémique des bassins de l'Orénoque, au Venezuela, et du rio Negro, au Brésil.

ABSTRACT. - *Tometes makue* (Characidae: Serrasalminae), a new species from Guiana shield, described from the rio Negro Basin (Brazil) and Orinoco Basin (Venezuela).

Tometes makue is a new species of *Tometes* Valenciennes, 1850 from Guiana shield. Previously identified as a *Mylesinus* species by Kner (1860), Sepulveda (1984) and Jégu et *al*. (1989), *T. makue* presents the main characteristics of *T. trilobatus* Valenciennes, 1850, type species of *Tometes,* and *T. lebaili* Jégu et *al*., 2002. *T. makue* differs from *Mylesinus* by stronger and shorter tri- and bicuspid teeth, two last sigmoid premaxillary teeth, a shorter lateral premaxillary processus and the two median lingual teeth bracked together. *T. makue* differs from *T. trilobatus* and *T. lebaili* by a smaller number of prepelvic serrae, which are often absent in the larger specimens (0-9 in adults vs. 11-24 in *T. trilobatus* and 19-26 in *T. lebaili*). *T. makue* differs from *T. trilobatus* by a greater number of dentary teeth on the labial series (6-11 vs. 5-6 in *T. trilobatus)*. *T. makue* and *T. trilobatus* present an horizontal and terminal mouth, whereas it is oblique and upturned in *T. lebaili*. Juveniles of *T. makue* present 6 to 10 vertical black stripes on the sides and a humeral black spot between 40 and 85 mm SL. Larger specimens are uniformly grey. Observations on stomach contents indicate that *T. makue* feed mainly on Podostemaceae. *T. makue,* which can reach 379 mm SL, is an endemic rheophilic species from Orinoco basin, in Venezuela, and rio Negro basin, in Brazil. *T. makue, T. trilobatus, T. lebaili* and *Mylesinus paraschomburgkii* form a group of large phytophagous serrasalmins endemic of the Podostemaceae meadows of Guiana shield, from Caroni river in Venezuela to Maroni river in French Guiana.

Key words. - Serrasalminae - *Tometes* - *Tometes makue* - Brazil - Venezuela - New species - Guiana shield.

Valenciennes (*in* Cuvier et Valenciennes, 1850 : 225) crée le genre *Tometes*, longtemps considéré comme synonyme de *Myleus* Müller & Troschel, 1844. Après une étude comparée de *Tometes trilobatus* Valenciennes, 1850, espèce type du genre, Jégu *et al*. (2002) proposent la réhabilitation de *Tometes* qui partage avec *Mylesinus* Valenciennes, 1850 et *Ossubtus* Jégu, 1992, la présence de dents engrenées, incisiformes, bi- et tricuspides aux mâchoires ainsi qu'une réduction du nombre et de la taille des serrae en avant des pelviennes. Les auteurs montrent que *Tometes* se différencie de ces deux genres, entre autres par la forme des deux dernières dents du prémaxillaire, différentes des précédentes. Jégu *et al*. (2002) décrivent *T. lebaili*, une autre espèce de *Tometes* du plateau guyanais, qu'ils différencient de *T. trilobatus* par la position oblique de la bouche.

Kner (1860) pour le rio Negro, puis Hurtado Sepulveda (1984) pour l'Orénoque, signalent la présence de *Mylesinus schomburgkii* Valenciennes, 1850. Jégu *et al*. (1989) observent qu'il ne peut s'agir de *M. schomburgkii*, cette espèce ne présentant pas de dents symphysaires en arrière de la série principale du dentaire. Jégu et Santos (1988) décrivent bien une espèce de *Mylesinus* du Tocantins avec une paire de dents sans statuer sur le matériel du rio Negro et de l'Orénoque.

Au cours de la dernière décennie, dans le haut rio Negro et le Uaupès au Brésil, nous avons récolté une série de spécimens de différentes tailles présentant toutes les caractéristiques du matériel décrit par Kner puis par Hurtado Sepulveda. Dans un premier temps, nous avons attribué ces spécimens à un nouveau genre, différent de *Mylesinus*, entre autres, en raison de la forme et la position des dents du prémaxillaire. À la suite de l'étude de *Tometes trilobatus* et de la réhabilitation de *Tometes*, nous avons pu attribuer ces spécimens à une nouvelle espèce de *Tometes* dont nous proposons ici la description.

(1) Antenne IRD, Laboratoire d'Ichtyologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, 75231, Paris Cedex 05 FRANCE. [jegu@mnhn.fr]

(2) Laboratorio de Ictiologia, INPA-CPBA, Cx.P. 478, 69011-970 Manaus, AM., BRÉSIL. [gsantos@inpa.gov.br]

(3) Laboratoire d'Ichtyologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 43 rue Cuvier, 75231, Paris, FRANCE.

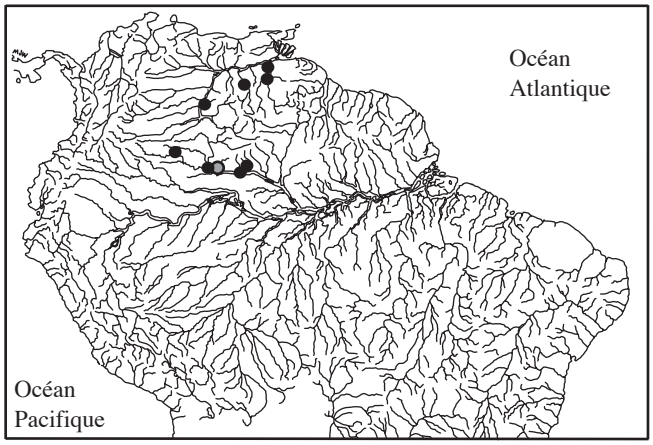


Figure 1. - *Tometes makue* n. sp. Carte de répartition de *Tometes makue* (localité type en cercle grisé). *[*Tometes makue *n. sp. Geographical distribution of* Tometes makue *(type locality in grey circle).]*

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Dans le cadre de la Convention IRD (ex-ORSTOM) / CNPq - INPA (Proc. n°91-0239/93-5) plusieurs collectes ont été réalisées dans le haut bassin du rio Negro, en amont de Santa Izabel do rio Negro, dans la région de São Gabriel, et sur le rio Uaupès (décembre 1989 et février 1991) puis sur le rio Daraa (novembre 1991). De petits spécimens collectés dans la région de São Gabriel par C. Ternetz en 1925 et G.M. Dos Santos en 1980, ainsi que du matériel du Venezuela, ont été examinés par ailleurs. L'étude de la collection du Muséum de Vienne s'est déroulée dans le cadre du Programme SOFT-1996 du M.A.T.E. (conv. IRD/ ECOFOR n° 2350). Les radiographies ont été exécutées au laboratoire d'ichtyologie du MNHN, Paris.

Les mesures et les comptages ont été établis sur des spécimens de 18 à 450 mm de longueur standard (LS) issus des bassins du rio Negro (Brésil) et de l'Orénoque (Venezuela) (Fig. 1). Les mesures ont été prises sur les radiographies ou directement sur les spécimens. Les points remarquables, entre lesquels les distances ont été mesurées au pied à coulisse suivant Jégu *et al*. (1991) et Fink (1993), sont figurés dans Merckx *et al*. (2000 : fig. 3a, b).

Les caractères méristiques relevés sur les radiographies sont les suivants : le nombre de rayons aux nageoires dorsale, anale et caudale; le nombre de serrae abdominales ; le nombre de vertèbres en avant du premier et en arrière du dernier ptérygiophore de la dorsale; le nombre de supraneuraux et le nombre total de vertèbres. Directement sur les spécimens nous avons compté : le nombre d'écailles perforées le long de la ligne latérale avant et après l'hypural, le nombre de séries d'écailles autour du pédoncule caudal, le nombre de branchiospines sur le premier arc branchial et le nombre de dents au ptérygoïde.

La description du squelette a été réalisée d'après l'examen de trois spécimens diaphanisés (INPA 5678, 1 ex., 84 mm de LS; MNHN 2001-2723, 2 ex., 27-34 mm de LS), d'un squelette sec (MNHN 2001-2817, 225 mm de LS, mâle) et complétée par l'examen des radiographies de 34 spécimens de 14 à 240 mm de LS. La nomenclature des os du squelette caudal suit Weitzman (1964). La nomenclature française des os est celle de Courtemanche et Legendre (1985).

Liste des acronymes utilisés dans le texte. - ANSP, Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Pennsylvania, USA. - CAS, California Academy of Science, San Francisco, California, USA. - INPA, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, Brésil. - MBUCV, Universidad Central de Venezuela, Museo de Biologia, Caracas, Venezuela. - MCNG, Museo de Ciencias Naturales, Portugal, Venezuela. - MHNLS, Museo de Historia Natural de La Salle, Caracas, Venezuela. - MNHN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.

TOMETES MAKUE N. SP.

Mylesinus schomburgkii non Valenciennes, 1850. - Kner, *Denkschr. K. Akad. Wiss., Wien*, 18 : 24, 26, fig. 7, pl. 3, 1860. - Nelson, *Feldania Zoology*, 39(56) : 606, 1961 (rio Negro). - Hurtado Sepulveda, *Mem. Soc. Cienc. nat. La Salle*, Caracas, 44(121) : 131-142, fig. 1-5, 1984 (rio Caroni et rio Caura). - Lasso *et al*., *Mem. Soc. Cienc. nat. La Salle*, Caracas, 49-50(131-134) : 144, 1989 (rio Caroni).

Mylesinus schomburgki. - Machado-Allison et Fink, *Synopsis de las especies de la subfamilia Serrasalminae presentes en la Cuenca del Orinoco. Claves, diagnoses e ilustraciones*, Conicit, Caracas : 48, fig. 21a, b, 1995.

Myleus setiger non Müller & Troschel, 1844. - Norman, *Proc. Zool. Soc. Lond*., 52 : 821, 822, 1929 (in part).

Utiaritichthys sennaebragai non Miranda Ribeiro, 1937. - Machado-Allison et Fink, *Synopsis de las especies de la subfamilia Serrasalminae presentes en la Cuenca del Orinoco. Claves, diagnoses e ilustraciones*, Conicit, Caracas : 46, fig. 20, 1995.

Matériel examiné

Holotype. - INPA 7344, 240 mm de LS, mâle. Brésil : Amazonas : Ile d'Acara, en aval de São Gabriel da Cachoeira, rio Negro; M. Jégu, 19-21 fév. 1991.

Paratypes. - INPA 4920, 4, 179-232 mm de LS. - INPA 4916, 2, 287-305 mm de LS. - MNHN 2001-2711 (ex INPA 4919), 2, 119-132,5 mm de LS. - MNHN 2001-2712 (ex. INPA 4920), 3, 205-232 mm de LS; Ile d'Acara, en aval de São Gabriel da Cachoeira, rio Negro; M. Jégu, 19-21 fév.

1991. - INPA 4915, 2, 139-160 mm de LS; Cachoeira Ipanoré, rio Uaupès, affluent rio Negro, AM; M. Jégu, 15 fév. 1991.

Matériel complémentaire

Brésil, *Amazonas*, *bassin du rio Negro*. - INPA 4913, 1, 365 mm de LS, mâle, Ile d'Acara, en aval de São Gabriel da Cachoeira, rio Negro; M. Jégu, 19-21 fév. 1991. - INPA 4924, 12, 53-80 mm de LS, juvéniles; même loc. - INPA 5678, 2, 48-80 mm de LS, diaphanisés, même loc. - INPA 4917, 1, 267 mm de LS, mâle; même loc. - MNHN 2001-2708 (ex-INPA 4917), 5, 167-267 mm de LS; même loc. - MNHN 2001-2709 (ex-INPA 4924), 7, 51-80 mm de LS, juvéniles, même loc. - MNHN 2001-2710 (ex INPA 4916), 1, 320 mm de LS, femelle, même loc. - MNHN 2001-2817 (ex INPA 4917), 1, 225mm de LS, mâle, même loc. - INPA 5519, 7, 18-87 mm de LS, juvéniles ; dans les herbiers à Podostemaceae, São Gabriel da Cachoeira, rio Negro, G.M. Dos Santos, 15 nov. 1980. - MNHN 2001-2714 (ex-INPA 6957), 1, 14 mm de LS, juvéniles, même loc. - MNHN 2001-2713 (ex INPA 4918), 2, 192-292 mm de LS, mâles ; São Gabriel da Cachoeira, rio Negro; M. Jégu, 18 fév. 1991. - INPA 7344, 1, São Gabriel da Cachoeira, rio Negro, M. Jégu, 12 fév. 1991. - CAS 55344, 3, 65-81 mm de LS, juvéniles ; São Gabriel da Cachoeira, rio Negro ; C. Ternetz, 03 fév. 1925. - INPA 3179, 1, 125 mm de LS ; tourbillon avec courant, berge droite de Cachoeira Ipanoré, rio Uaupès, affluent rio Negro ; L.R. Py-Daniel, E. Belmont-Jégu, C. Palacio et Sr. Amarildo, 09 déc. 1989. - INPA 4914, 2, 340-350 mm de LS, mâle et femelle ; Cachoeira Ipanoré, rio Uaupès, affluent rio Negro, M. Jégu, 15 fév. 1991. - INPA 4923, 1, 97,5 mm de LS, même loc. MNHN 2001-2715 (ex. 4915), 1, 135 mm, même loc. - INPA 6626, 4, 143-250 mm de LS ; Cachoeira do Aracu, rio Daraa, affluent rio Negro ; R. Ribeiro et R. Soteiro, 30 nov. 1991. - INPA 6627, 3, 30.2-46.2 mm de LS, juvéniles, même loc. - MNHN 2001-2716 (ex. INPA 6626), 1, 147 mm de LS, même loc. - INPA 6956, 3, 26-43 mm de LS, juvéniles ; Cachoeira do Pacu, Santa Izabel, rio Daraa, affluent rio Negro ; L. Aquino, 01 déc. 1991. - MNHN 2001-2717 (ex. INPA 6956), 2, 22.5-43 mm de LS, juvéniles, même loc. - MNHN 2001-2723 (ex. INPA 6956), 2 ex. diaphanisés, 27-34 mm de LS, juvéniles, même loc.

Venezuela, *Bolivar*, *bassin du rio Caroni*, *affluent de l'Orénoque*. - MHNLS 5300, 1, 340 mm de LS, femelle, barrage de Macagua, rio Caroni, 03 juil. 1987. - MCNG 18171, 1, 285 mm de LS, femelle, probablement rio Caroni. - MCNG, 18172, 1, 342 mm de LS, femelle, São Pedro de las Bocas, rio Caroni. - MBUCV s/n, 1, 151 mm de LS, 300 m en amont de la Llovizna, ruisseau asséché par les travaux du barrage de Macagua II, rio Caroni, Edo. Bolivar, L.E. Perez, 03 juin 1985. MHNLS 4125, 1, 379 mm de LS, mâle, rio Caroni, Isla de Dididi, en amont du Salto La Llovizna, Puerto Ordaz, Estado Bolivar ; nov. 1976, N. Hurtado et J. Medina. - MHNLS 4126, 1, 305 mm de LS, mâle, même loc.

Venezuela, *Amazonas*, *rio Orinoco*. - MBUCV s/n, 3, rio Orinoco, Raudales de Atures, at Culebra (rapides, grands rochers le long de la ligne d'eau, fonds rocheux, boue), ca 7 km S of Puerto Ayacucho, Edo. Amazonas, Venezuela, W.G. Saul, R. Royero, O. Brull, L. Aguana et R. Peck, 11 nov. 1985. - MBUCV s/n, 3, Raudal de Atures "colebra", près de Puerto Ayacucho, rio Orinoco, R. Royero *et al*., 28 juil. 1982. - ANSP 158235, 22 (de 55), 27-68 mm de LS, rio Orinoco, Raudales de Atures, at Culebra (rapides, grands rochers le long de la ligne d'eau, fonds rocheux, boue), env. 7 km au Sud de Puerto Ayacucho, Edo. Amazonas, Venezuela, W.G. Saul, R. Royero, O. Brull, L. Aguana et R. Peck, 11 nov. 1985. - ANSP 158233, 22, rio Orinoco, Raudales de Atures, à Culebra (rapides, grands rochers le long de la ligne d'eau, fonds rocheux, boue), env. 7 km au sud de Puerto Ayacucho, Edo. Amazonas, Venezuela, W.G. Saul, R. Royero, O. Brull, L. Aguana et R. Peck, 11 nov. 1985. - MBUCV s/n, 1, rio Catamiapo, env. à 800 m de l'embouchure, près de de Puerto Ayacucho, R. Royero *et al*., 03 juil. 1981.

Diagnose

Tometes makue se différencie de *T. trilobatus* et de *T. lebaili* par un plus grand nombre de dents à la mâchoire inférieure chez les spécimens de plus de 100 mm de LS (6 à 11 paires de dents chez *T. makue* contre 5 chez *T. trilobatus* et 7 à 8 chez *T. lebaili*) et par un plus petit nombre de serrae prépelviennes (0 à 9 chez *T. makue* contre 8 à 24 chez *T. trilobatus* et 10 à 25 chez *T. lebaili*) et de serrae totales (10 à 23 chez *T. makue* contre 19 à 38 chez *T. trilobatus* et 22 à 38 chez *T. lebaili*). Chez les adultes le corps de *T. makue* est légèrement moins haut, la distance prédorsale et la base de l'anale plus courtes et la mâchoire plus large que chez *T. trilobatus*. La bouche est horizontale chez *T. makue* alors qu'elle est nettement oblique chez *T. lebaili*.

Description

Morphologie

Les principaux caractères morphométriques sont présentés dans le tableau I.

Le profil supérieur de la tête est rectiligne jusqu'à l'extrémité du supraoccipital, puis le profil dorsal du corps devient régulièrement concave jusqu'à l'origine de la nageoire dorsale. Le profil ventral est régulièrement concave jusqu'aux pelviennes, puis rectiligne jusqu'à l'anale (Fig. 2). Le corps est de forme générale ovale. La hauteur croît de 35 à 55% de la LS entre 20 et 50 mm de LS, puis elle se stabilise entre 54 et 63% de la LS chez les spécimens de plus de 70 mm de LS (Fig. 3A).

La tête est courte et le museau arrondi et court. La lon-

gueur de la tête présente une allométrie négative avec un minimum de 24 à 27% de la LS entre 100 et 300 mm de LS, puis une allométrie positive chez les spécimens de plus de 300 mm de LS (Fig. 3B). La longueur du museau présente une allométrie majorante continue dans l'intervalle de taille étudié (Fig. 3C). Le museau est plus allongé et plus pointu chez les spécimens de plus de 300 mm de LS. Le bord supérieur de l'œil est situé à moins d'un demi-diamètre du bord supérieur de la tête. Le diamètre de l'œil présente une allométrie négative jusqu'à 250 mm de LS, puis croît de manière isométrique à la LS (Fig. 3D). Les narines sont situées au niveau du bord supérieur de l'œil. La distance interorbitaire présente une allométrie positive continue (Fig. 3E) alors que la largeur de la tête, au niveau de l'opercule, présente une allométrie positive jusqu'à 100 mm de LS puis croît de manière isométrique ensuite. La largeur des infraorbitaires 3 et 4, ainsi que celle de la lacune à la joue ne présente pas d'allométrie. La largeur de l'infraorbitaire 3 est comprise 1,5 à 2,5 fois dans celle de la lacune à la joue. La distance postorbitaire, plus longue que le museau, présente une forte allométrie négative jusqu'à 100 mm de LS, puis une légère allométrie positive au-delà de cette taille.

L'ouverture de la bouche, courte et horizontale, est plus allongée chez les grands spécimens. La commissure de la bouche est toujours située à l'aplomb des narines, et le bord de la membrane à la commissure est lisse. Lorsque la bouche est fermée, le prémaxillaire et le dentaire sont situés au même niveau et les dents du prémaxillaire restent cachées par les lèvres. Les lèvres sont fines. Aucun des spécimens examinés ne présentait de lobe charnu en arrière des dents.

La denture du prémaxillaire suit le schéma général observé chez *Tometes* avec 5 dents à la série labiale et 2 dents à la série linguale. Sur chaque prémaxillaire, les quatre dernières dents de la série labiale sont accolées latéralement les unes aux autres (Fig. 4A, B). En revanche, la première et la deuxième dent sont séparées l'une de l'autre. La première dent de chaque prémaxillaire est aussi séparée de son homologue. La forme des dents de la série labiale diffère suivant leur position et la taille des spécimens examinés (Fig. 5A-C, 6A, 7A). Chez les spécimens de moins de 100 mm de LS, les trois premières dents labiales sont toujours plus hautes que les suivantes, d'aspect subcylindrique légèrement élargi au niveau de la couronne. La troisième dent labiale est incisiforme unilobée, sa couronne étant plus pointue chez les jeunes mais toujours rectiligne en vue ventrale. Au-delà de 150 mm de LS, les dents de la troisième paire se différencient en s'élargissant latéralement par deux très petits lobes latéraux situés de part et d'autre du lobe central. La dent est compressée antéropostérieurement et présente l'aspect d'une dent incisiforme tricupside plane à

	Holotype	Paratypes			
	INPA 7344	n	Intervalle variation	Moy.	Écart-type
Longueur standard (mm)	240,0	13	119,0 - 305,0	205,4	57,2
Hauteur du corps	56,5	13	54,8 - 61,1	57,6	2,1
Longueur de la tête	26,0	13	24,5 - 28,7	25,8	1,0
Distance interorbitaire	11,8	13	10,0 - 12,1	11,3	0,7
Diamètre vertical de l'œil	7,5	13	7,3 - 9,9	8,2	0,8
Longueur du museau	8,2	13	6,9 - 9,4	8,4	0,7
Largeur infraorbitaire 3	2,3	13	2,0 - 3,2	2,3	0,3
Largeur de la lacune joue	3,0	13	2,6 - 3,7	3,1	0,3
Largeur infraorbitaire 4	3,4	13	2,5 - 3,6	2,8	0,3
Distance postorbitaire	10,2	13	8,5 - 10,9	9,6	0,7
Distance postoccipitale	-	-	-	-	-
Distance prédorsale	58,4	13	54,6 - 59,0	56,8	1,7
Longueur base dorsale	26,9	13	26,2 - 30,4	28,2	1,2
Distance interdorsale	12,9	12	11,4 - 14,3	12,9	0,9
Longueur base adipeuse	5,9	12	4,8 - 6,8	6,0	0,6
Hauteur pédoncule caudal	11,5	13	11,3 - 12,2	11,8	0,3
Longueur base anale	33,5	13	29,4 - 33,2	31,5	1,2
Distance pré-anale	77,9	13	72,5 - 80,3	77,3	2,0
Distance prépelvienne	54,7	13	54,0 - 58,4	56,0	1,5
Distance prépectorale	24,2	13	21,6 - 26,5	24,1	1,3
Distance anale-pelviennes	23,0	13	21,4 - 25,5	23,4	1,3
Distance pelv.-pectorales	31,6	13	30,7 - 35,9	33,3	1,4
Longueur rayon nag. dorsale	24,3	13	23,3 - 32,0	26,7	2,1
Longueur rayon nag. pectorale	20,8	13	19,6 - 23,4	22,2	1,1
Longueur rayon nag. pelvienne	15,1	13	16,0 - 18,8	17,1	0,7
Longueur lobe anal antérieur	22,9	13	15,0 - 31,8	24,7	4,8
Largeur tête	16,0	13	15,0 -17,4	15,6	0,7
Largeur mâchoire inférieure	8,8	13	7,1 - 9,6	8,4	0,7
Longueur mâchoire inférieure	-	-	-	-	-

Tableau I. - *Tometes makue* n. sp. Variation des caractères morphométriques exprimés en % de la LS chez les types et les populations du rio Negro et de l'Orénoque (n : nombre de spécimens mesurés ; Moy : moyenne). *[*Tometes makue *n. sp. Morphometric characters (in % of SL) of type specimens and populations of Negro and Orinoco Basins (n: number of mesured specimens; Moy: mean).]*

Tableau I. - (Suite).

	Bassin du rio Negro, Brésil							
	LS inférieure à 100 mm				LS supérieure à 100 mm			
	n	Intervalle variation	Moy.	Écart-type	n	Intervalle variation	Moy.	Écart-type
Longueur standard (mm)	37	18,0 - 97,0	54,5	21,1	18	135,0 - 375,0	238,0	70,0
Hauteur du corps	35	34,4 - 61,4	51,7	7,4	18	51,6 - 60,7	55,3	1,9
Longueur de la tête	33	25,1 - 31,5	27,3	1,7	18	24,1 - 28,7	25,7	1,2
Distance interorbitaire	32	7,6 - 10,3	8,8	0,7	18	9,7 - 13,9	11,5	1,0
Diamètre vertical de l'œil	33	9,5 - 11,5	10,6	0,5	18	6,7 - 10,0	7,9	0,8
Longueur du museau	32	5,7 - 8,1	7,1	0,6	18	7,6 - 9,6	8,5	0,6
Largeur infraorbitaire 3	31	1,3 - 2,5	2,0	0,3	18	1,9 - 3,2	2,2	0,3
Largeur de la lacune joue	31	3,1 - 4,6	3,8	0,4	18	2,3 - 3,5	3,0	0,4
Largeur infraorbitaire 4	31	1,5 - 4,0	3,0	0,6	18	2,1 - 3,6	2,8	0,4
Distance postorbitaire	31	8,3 - 12,6	9,9	1,2	18	8,6 - 10,9	9,6	0,7
Distance postoccipitale	-	-	-	-	-	-	-	-
Distance prédorsale	31	51,9 - 60,4	55,6	1,7	18	52,8 - 59,7	56,7	1,9
Longueur base dorsale	30	22,8 - 29,2	26,4	1,7	18	25,8 - 23,9	27,7	0,9
Distance interdorsale	31	7,4 - 13,7	12,0	1,7	18	11,4 - 14,5	12,7	0,8
Longueur base adipeuse	30	3,5 - 6,0	5,0	0,6	18	4,9 - 6,7	5,7	0,5
Hauteur pédoncule caudal	31	9,7 - 12,0	10,7	0,7	18	10,4 - 12,1	11,4	0,5
Longueur base anale	31	25,4 - 32,8	29,4	2,3	18	28,8 - 33,2	31,1	1,2
Distance préanale	31	68,2 - 78,9	74,7	2,6	18	74,2 - 80,3	77,0	1,5
Distance prépelvienne	31	53,8 - 60,8	57,2	1,8	18	53,3 - 59,5	56,1	1,7
Distance prépectorale	31	23,5 - 28,1	26,1	1,3	18	21,8 - 26,5	24,3	1,1
Distance anale-pelviennes	31	15,7 - 23,4	19,8	2,0	18	19,4 - 25,5	22,5	1,5
Distance pelv.-pectorales	31	27,2 - 36,4	32,5	2,3	18	30,7 -38,0	33,0	1,9
Longueur rayon nag. dorsale	31	20,5 - 27,0	23,1	1,7	18	21,5 - 27,7	24,3	1,5
Longueur rayon nag. pectorale	31	19,3 - 25,3	22,7	1,3	18	19,2 - 22,7	20,8	0,9
Longueur rayon nag. pelvienne	31	13,9 -17,1	15,5	0,7	18	14,4 - 17,3	16,3	0,7
Longueur lobe anal antérieur	31	16,8 - 24,7	21,6	2,2	18	15,0 - 29,2	23,3	4,1
Largeur tête	31	13,0 - 15,6	14,6	0,6	18	14,7 -16,5	15,5	0,5
Largeur mâchoire inférieure	31	4,8 - 8,2	6,3	0,8	18	7,6 - 10,7	8,8	0,9
Longueur mâchoire inférieure	-	-	-	-	-	-	-	-

	Bassin de l'Orénoque, Venezuela							
	LS inférieure à 100 mm				LS supérieure à 100 mm			
	n	Intervalle variation	Moy.	Écart-type	n	Intervalle variation	Moy.	Écart-type
Longueur standard (mm)	19	27,0 - 68,1	46,1	12,5	8	151,5 - 379,0	301,4	67,82
Hauteur du corps	19	44,8 - 58,5	54,3	3,7	8	54,4 - 62,5	57,7	2,75
Longueur de la tête	13	26,8 - 30,7	28,3	1,2	8	26,3 - 28,8	27,3	0,93
Distance interorbitaire	12	8,4 - 9,9	9,4	0,5	8	11,2 - 14,8	13,5	1,10
Diamètre vertical de l'œil	13	10,0 - 12,0	10,9	0,6	8	7,7 - 10,7	8,6	0,92
Longueur du museau	13	6,1 - 7,8	7,0	0,5	8	8,4 - 10,6	9,5	0,74
Largeur infraorbitaire 3	13	1,6 - 2,4	1,8	0,2	8	2,0 - 2,9	2,5	0,33
Largeur de la lacune joue	13	2,0 - 3,5	2,8	0,4	8	2,1 - 3,6	3,1	0,50
Largeur infraorbitaire 4	13	3,0 - 4,3	3,7	0,4	7	2,1 - 3,4	2,7	0,45
Distance postorbitaire	13	8,6 - 10,8	9,7	0,5	5	9,0 - 12,5	10,1	1,40
Distance postoccipitale	13	31,1 - 33,5	32,2	0,9	2	33,1	-	-
Distance prédorsale	13	54,3 - 57,4	55,9	1,1	8	57,4 - 62,4	59,8	1,86
Longueur base dorsale	13	25,5 - 31,3	27,9	1,5	8	27,2 - 31,4	29,1	1,42
Distance interdorsale	13	7,0 - 12,3	10,3	1,4	8	9,5 - 11,9	10,6	0,91
Longueur base adipeuse	13	4,7 - 6,5	5,4	0,6	8	5,4 - 6,5	6,0	0,42
Hauteur pédoncule caudal	13	10,1 - 11,0	10,6	0,2	8	11,5 - 13,1	12,5	0,61
Longueur base anale	13	26,4 - 30,8	28,2	1,4	8	29,4 - 32,4	31,2	1,02
Distance préanale	13	74,2 - 80,5	76,6	1,8	8	74,6 - 80,9	78,2	1,99
Distance prépelvienne	-	-	-	-	-	-	-	-
Distance prépectorale	-	-	-	-	-	-	-	-
Distance anale-pelviennes	13	19,2 - 22,8	20,9	0,9	5	21,4 - 26,1	23,5	1,73
Distance pelv.-pectorales	-	-	-	-	-	-	-	-
Longueur rayon nag. dorsale	13	20,1 - 23,9	22,5	1,4	8	21,5 - 38,0	28,7	5,36
Longueur rayon nag. pectorale	13	21,9 - 24,8	23,0	0,8	8	21,1 - 23,7	22,7	0,93
Longueur rayon nag. pelvienne	13	15,1 - 17,4	16,2	0,7	8	15,2 - 17,7	16,3	0,81
Longueur lobe anal antérieur	13	14,0 - 21,5	19,1	1,9	8	23,2 - 29,2	25,7	1,90
Largeur tête	13	14,9 - 16,2	15,5	0,4	7	14,6 - 17,6	16,3	1,02
Largeur mâchoire inférieure	3	6,8 - 7,3	7,1	0,3	8	8,3 - 12,0	10,4	1,20
Longueur mâchoire inférieure	-	-	-	-	5	9,1 - 11,6	10,1	1,03

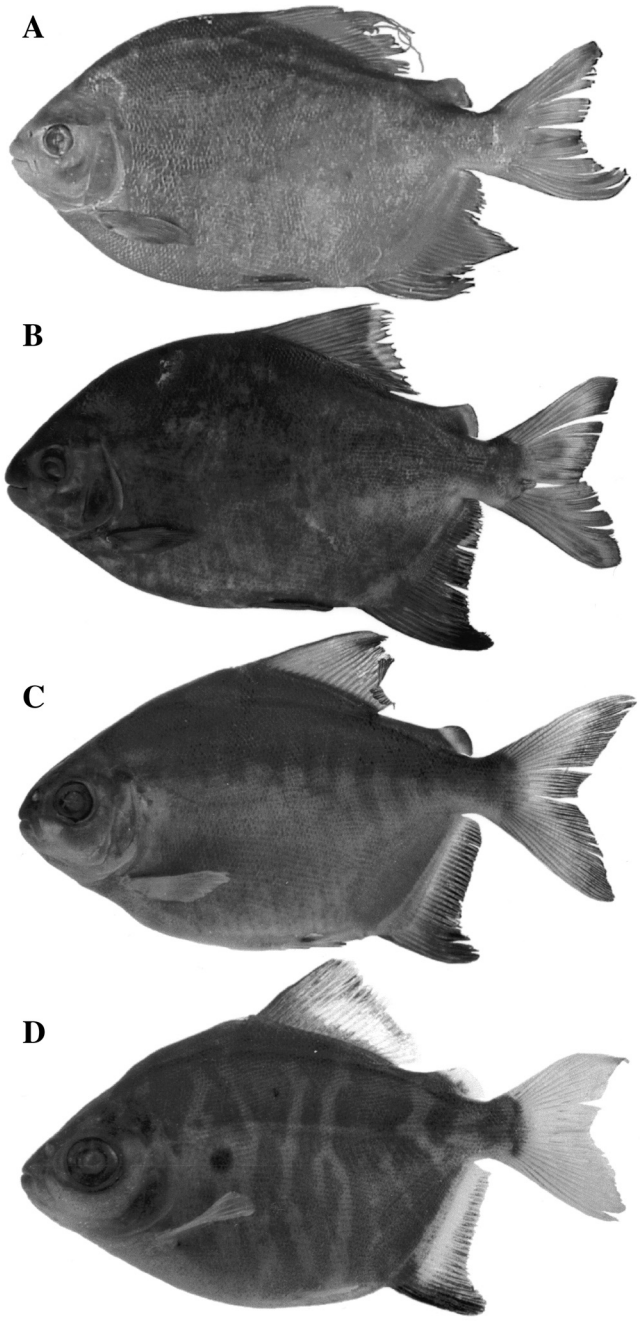


Figure 2. - *Tometes makue* n. sp. **A** : Holotype, INPA 7344, 240 mm LS, mâle ; **B** : femelle, 225 mm LS, Ipanoré ; **C** : juvénile, 80 mm LS, Ipanoré et **D** : juvénile, 39 mm LS, Ipanoré. *[*Tometes makue *n. sp.* ***A****: holotype*, *INPA 7344*, *240 mm SL*, *male;* ***B****: female*, *225 mm SL*, *Ipanore;* ***C****: juvenile*, *80 mm SL*, *Ipanore and* ***D****: juvenile*, *39 mm SL*, *Ipanore.]*

partir de 200 mm de LS. La plage concave de la dent est toujours orientée vers l'intérieur de la bouche (Fig. 4A, B). Chez les plus jeunes spécimens, les deux dernières dents labiales sont très courtes, allongées latéralement avec une base de section ovale. En vue ventrale, la couronne est en forme de "V", puis sigmoïde jusque 150 mm de LS. La plage concave de la dent est toujours orientée vers l'extérieur de la bouche (Fig. 4A, B). Au-delà de 120 mm de LS ces dents, dont la couronne atteint le même niveau que celle du lobe central, commencent à présenter un lobe central court et large avec deux lobes latéraux plus petits. Les couronnes de ces lobes qui forment d'abord un "S", s'alignent chez les spécimens de plus de 200 mm de LS. Les deux dernières dents sont alors tricuspides incisiformes, planes avec la concavité orientée vers l'intérieur de la bouche. En revanche, les dents des deux dernières paires du prémaxillaire restent courtes et épaisses (Fig. 5C).

Les dents de la série linguale du prémaxillaire sont étroitement accolées à celles de la série labiale, accolées latéralement entre elles et la dent médiane est accolée à son homologue (Fig. 4A-B, 6B, 7B). Ces dents ont une couronne périphérique en forme de "V" pour la paire distale et en forme de virgule pour la paire proximale. La couronne présente un lobe médian dont l'apex dépasse la couronne des dents labiales. Chez les spécimens de plus de 150 mm de LS, ces deux dents sont très compressées antéroventralement ce qui confère un aspect incisiforme aux dents de la paire distale. Au-delà de 300 mm de LS, les dents deviennent planes et nettement bicuspides.

Au dentaire, le nombre de dents de la série labiale varie de 5 paires chez les plus petits spécimens à 11 paires chez les plus grands (Fig. 8). La hauteur de ces dents diminue de l'avant vers l'arrière de la bouche, mais leurs couronnes restent alignées (Fig. 9, 10). Chez les jeunes, l'apex des dents est triangulaire sauf pour les dents médianes qui sont tricuspides. Au-delà de 50 mm de LS, les dents, situées en arrière de la paire médiane, sont incisiformes bicuspidées et engrenées. Le lobe postérieur est situé latéralement et son extrémité distale s'insère dans une gorge située sur le lobe principal de la dent immédiatement suivante. Le lobe principal, beaucoup plus important que le lobe latéral, s'arrondit au fur et à mesure de la croissance. Les dents médianes sont tricuspides, avec un large lobe central et deux lobes latéraux plus petits. En arrière de cette série, les deux dents symphysaires sont coniques, courbes ou rectilignes, pointues, et situées juste en arrière du lobe proximal de la dent médiane de la série labiale (Fig. 9B). Ces dents sont parfois de taille si réduite qu'elles peuvent être dissimulées dans les replis charnus de la bouche. Près de 10% des spécimens, entre 60 et 350 mm de LS, ne présentaient pas de dent symphysaire (Fig. 10B).

L'origine de la dorsale est située au niveau du milieu du corps. Les premiers rayons sont plus longs que les suivants, mais le bord de la nageoire est rectiligne. La taille des premiers rayons de la dorsale varie entre 19 et 27% de la LS chez les juvéniles et les femelles. Chez les mâles de plus de

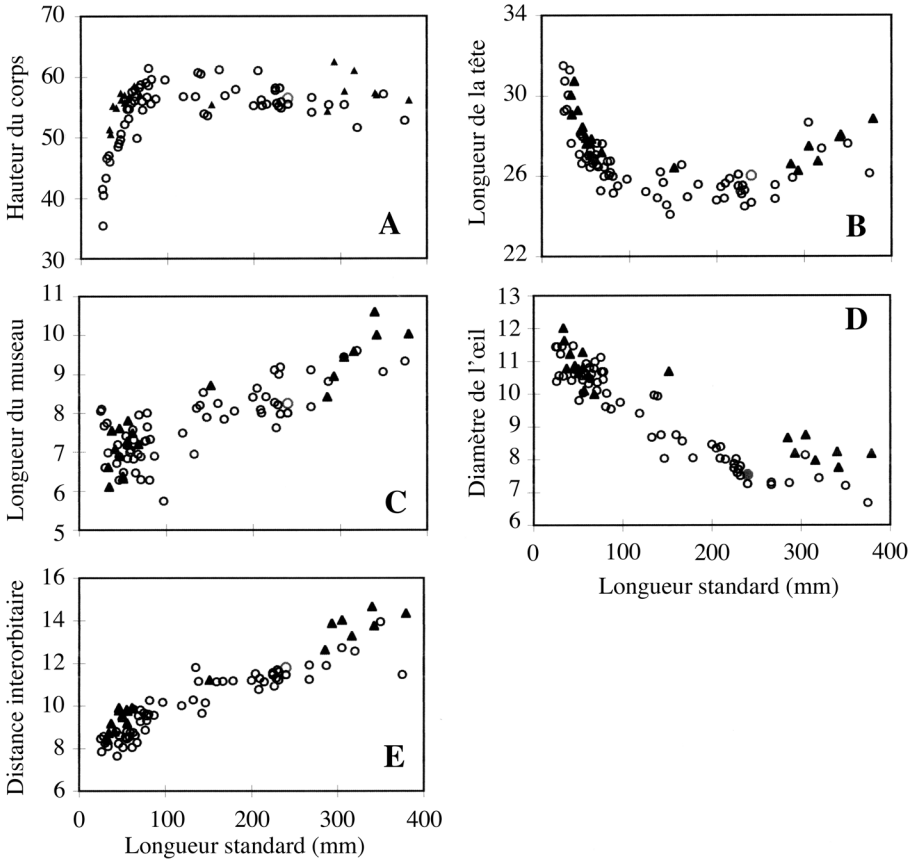


Figure 3. - *Tometes makue* n. sp. Variation : **A** : de la hauteur du corps; **B** : de la longueur de la tête; **C** : du museau; **D** : du diamètre vertical de l'œil et **E** : de la distance interorbitaire (exprimés en pourcentage de la LS) en fonction de la longueur standard (cercle : rio Negro ; triangle : Orénoque). *[*Tometes makue *n. sp. Variation of:* ***A****: the body depth*; ***B****: the head length;* ***C****: the snout length* ***D****: the vertical eye diameter and* ***E****: the interobital width (expressed in percent of SL) against standard length (circle: rio Negro Basin; triangle: Orinoco Basin).]*

200 mm de LS, ainsi que quelques femelles de plus de 260 mm de LS, les 3 à 10 premiers rayons bifurqués sont transformés en longs filaments, simples et fins (Fig. 2A). Ces filaments, dont la longueur varie entre 27 et 43% de LS, dépassent parfois la base de la caudale. La base de la dorsale est de même taille ou plus longue que la tête, sauf chez les spécimens de moins de 50 mm de LS où elle est toujours plus courte. La distance interdorsale est comprise 1,7 à 2,4 fois dans la base de la dorsale. La base de l'adipeuse est comprise 4,0 à 8,0 fois dans celle de la dorsale et 1,8 à 3,3 fois dans la distance interdorsale. L'adipeuse est aussi haute que longue.

Les nageoires pectorales sont toujours plus courtes que la tête et leur pointe n'atteint pas la verticale à l'origine de la dorsale. Les pelviennes sont courtes et leur pointe n'atteint pas l'origine de la nagoire anale. L'origine de l'anale est située à la verticale de la fin de la dorsale ou en arrière de celle-ci. Chez les femelles, les premiers rayons de l'anale développent un lobe massif et arrondi sur les dix premiers rayons bifurqués. Les mâles de plus de 200 mm de LS développent un second lobe, pointu et allongé, dont l'apex est situé sur le 14ème ou 15ème rayon branchu (Fig. 2A). Les rayons sont alors simples et rigides, terminés par une pointe rectiligne. L'extrémité de ces rayons est transformée en un double crochet distal chez les spécimens de plus de 370 mm de LS.

Le hiatus de la musculature latérale est obstrué par des corps graisseux jusqu'au niveau de la vessie natatoire. C'est au niveau de cette lacune de l'*obliquus superioris* et de l'*obliquus inferioris* qui s'étend de l'avant de la 5ème côte pleurale jusqu'à la 6ème, que se situe la première chambre de la vessie natatoire. Cette chambre est ovaloïde et sa longueur atteint 15 à 17% de la LS, sa hauteur 50 à 60% de sa longueur. La seconde chambre est très allongée, conique, courbe et terminée par un court diverticule. La partie antérieure de cette chambre est uniformément arrondie, lisse, sans diverticule. Elle est parcourue sur toute sa longueur par un muscle intrinsèque, bifurqué en deux rameaux vers l'avant qui rejoignent leurs homologues à la face antérieure, suivant le modèle observé chez *Tometes lebaili* (Jégu *et al.*, 2002 : fig. 6). La plus grande largeur du muscle intrinsèque atteint environ le tiers de la hauteur de la chambre. La longueur de la seconde chambre, mesurée sans le diverticule, est de l'ordre de 30% de LS. Chez les spécimens de 50 mm de LS, le muscle intrinsèque est déjà bifurqué, mais le diverticule n'est pas encore différencié.

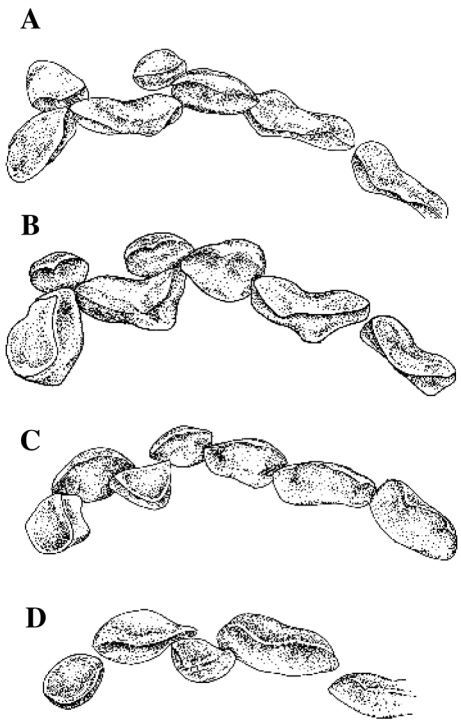


Figure 4. - Vue ventrale schématique de la position relative des dents du prémaxillaire gauche chez *Tometes makue* n. sp. **A** : 84 mm de LS ; **B** : 225 mm de LS, et chez *Mylesinus paraschomburgkii* Jégu *et al*., 1989 : **C** : 56 mm LS ; **D** : 200 mm LS. *[Ventral view of the relative position of the left premaxilary teeth in* Tometes makue *n. sp.* ***A****: 84 mm S;* ***B****: 225 mm SL, and in* Mylesinus paraschomburgkii *Jégu* et al., *1989:* ***C****: 56 mm LS;* ***D****: 200 mm LS.]*

L'intestin des adultes est long et suit le même mode d'enroulement que chez *Mylesinus paraschomburgkii* (Jégu *et al*., 1989). Chez un spécimen de 225 mm de LS, la longueur de l'intestin atteint 330% de la LS, une taille tout à fait comparable aux longueurs relevées par Jégu *et al*. (2002 : fig. 5) pour *Tometes lebaili*.

Squelette

Mâchoires

Les dents sont fortement implantées sur les mâchoires.

Le processus ascendant du prémaxillaire est court, étroit, pointu et incliné latéralement. La face médiane de ce processus est plane, bordée vers l'avant par une crête frontale et vers l'arrière par une crête sagittale. Le processus latéral est laminaire, subtriangulaire jusqu'à 100 mm de LS, puis subrectangulaire chez les plus grands spécimens (Fig. 6A, 7A). Le bord postérieur du processus latéral est situé juste en arrière de la dernière dent. Les dents sont implantées sur le bord de l'os et forment un mur continu avec le processus latéral. La fosse de remplacement est divisée en deux ou trois cavités (Fig. 6B, 7B). Un processus transversal est situé sur la face linguale du processus latéral du prémaxillaire, juste au-dessus et légèrement en arrière de la dernière dent (Fig. 7C). Le maxillaire présente une lame antéromédiane qui vient s'insérer dans la gorge formée par le processus latéral et le processus transverse du prémaxillaire (Fig. 7D). La partie ventrale du maxillaire est laminaire et étroite.

Le dentaire est laminaire, peu incurvé, et la suture médiane est composée de trois à cinq indentations (Fig. 9, 10). La zone de fixation des dents est régulièrement oblique. Parallèlement à l'accroissement du nombre de dents, le dentaire est plus allongé chez les grands spécimens que chez les jeunes. Le processus postérosupérieur du dentaire est terminé par une pointe projetée au-dessus et en arrière du processus ascendant de l'angulo-articulaire. En vue labiale, le processus dorsal de l'angulo-articulaire est court, large et quadrangulaire. Sur la face linguale la suture dentaire - angulo-articulaire est subrectiligne. La fosse de remplacement des dents, parfois complètement obstruée par une fine lame de tissu osseux, est généralement ouverte au niveau de chaque dent. La fosse de la dent de remplacement de la dent symphysaire est située immédiatement sous la base de cette dent. En revanche cette fosse n'apparaît pas sur les mâchoires qui ne présentent pas de dent symphysaire. Ainsi, le dentaire droit d'un spécimen de 225 mm de LS, sans dent symphysaire, ne présente pas de fosse de remplacement alors que le dentaire gauche avec une dent symphysaire présente une fosse avec la dent de remplacement conique à l'intérieur. Le caractère présence - absence de dent symphysaire ne peut pas être utilisé comme un caractère spécifique de *Tometes makue*.

Série circumorbitaire (Fig. 11A, B)

Le bord antérosupérieur du supraorbitaire est dentelé. L'antorbitaire, en forme de massue, présente un canal sensoriel non ramifié. L'os infraorbitaire 2 est large et projeté vers l'avant en une pointe dans laquelle vient s'enchasser l'infraorbitaire 1. L'infraorbitaire 3 est allongé et porte un rameau transversal du canal sensoriel. L'infraorbitaire 4, de forme carrée, présente un rameau du canal sensoriel oblique et allongé. L'infraorbitaire 6, en forme de "Y", est réduit au canal sensoriel infraorbitaire et au canal de liaison avec le canal supraorbitaire chez les jeunes (Fig. 11bB) mais plus large chez les adultes (Fig. 11A).

Suspensorium et série operculaire (Fig. 11C)

Le palatin est très large et courbé, l'aile inféroventrale recouvrant près d'un tiers de l'ectoptérygoïde. L'ectoptérygoïde est fin et allongé, la pointe inférieure s'insérant dans une gorge le long du bord antérieur du carré. L'ectoptérygoïde ne présente pas de dent chez deux spécimens diaphanisés de 48 et 84 mm de LS). La branche postérieure du carré est divisée en deux rameaux, l'un plus court, trapu, à bord droit, vient au contact du métaptérygoïde et l'autre, plus allongé et terminé en pointe, vient s'insérer dans une

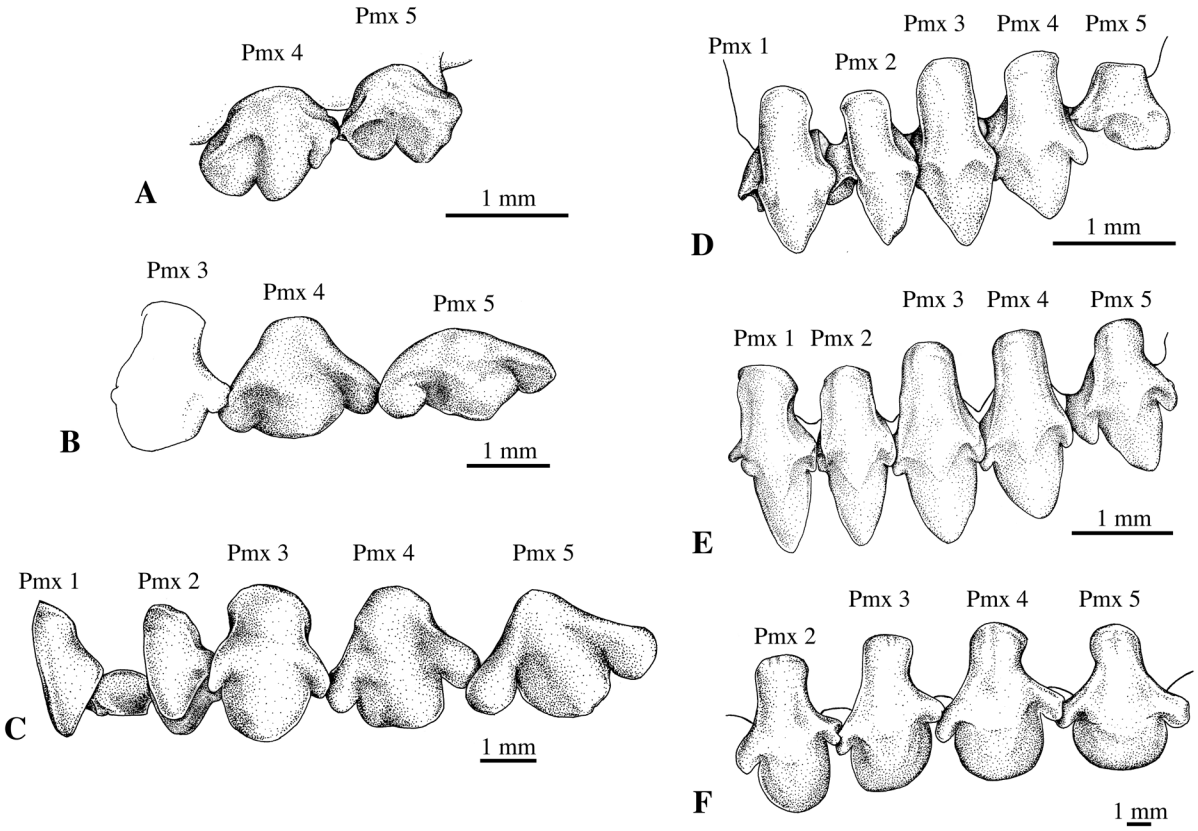


Figure 5. - Vue latérale et détail des dernières dents de la série labiale du prémaxillaire chez *Tometes makue* n. sp. **A** : 84 mm LS ; **B** : 140 mm LS ; **C** : 200 mm LS, et chez *Mylesinus paraschomburgkii* Jégu *et al*., 1989 du rio Uatumã : **D** : 56 mm LS ; **E** : 81 mm LS et **F** : 290 mm LS. *[Detailed lateral view of last premaxilary labial teeth in* Tometes makue *n. sp.* ***A****: 84 mm SL;* ***B****: 140 mm SL;* ***C****: 200 mm SL, and in* Mylesinus paraschomburgkii *Jégu* et al., *1989 from Uatumã River:* ***D****: 56 mm SL and* ***E****: 81 mm SL;* ***F****: 290 mm SL.]*

gorge du préopercule. Le mésoptérygoïde est triangulaire subisocèle. Le bord dorsal du métaptérygoïde est rectiligne et se termine vers l'arrière par un processus pointu. Le bord postéroventral présente une encoche. Le processus ventro-postérieur vient au contact du processus supéro-postérieur du carré, réduisant le rôle du symplectique dans la fenêtre

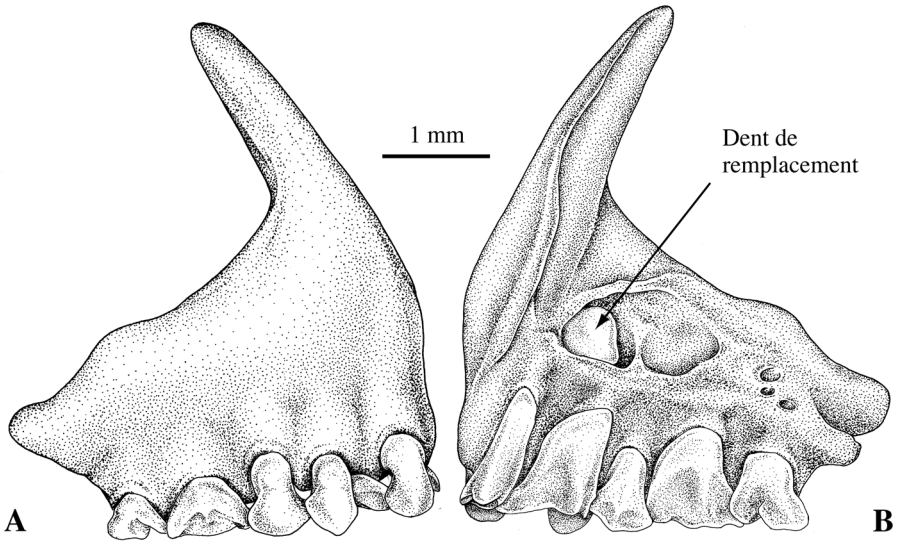


Figure 6. - *Tometes makue* n. sp., INPA 5678, 84 mm de LS. Prémaxillaire gauche. **A** : vue labiale et **B** : vue linguale. *[*Tometes makue *n. sp., INPA 5678, 84 mm SL. Left premaxillary.* ***A****: labial view and* ***B****: lingual view.]*

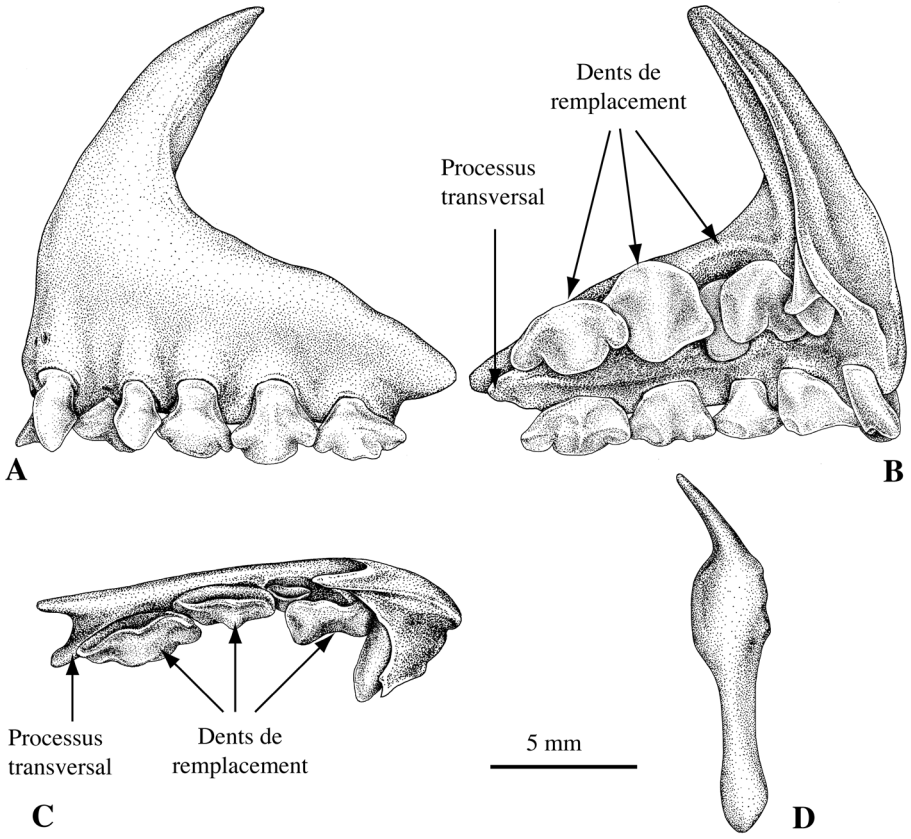


Figure 7. - *Tometes makue* n. sp., MNHN 2001-2817, 225 mm de LS. Prémaxillaire gauche. **A** : vue labiale ; **B** : vue linguale ; **C** : vue dorsale et **D** : maxillaire gauche en vue latérale. *[*Tometes makue *n. sp., MNHN 2001-2817, 225 mm SL. Left premaxillary.* ***A****: labial view;* ***B****: lingual view;* ***C****: dorsal view and* ***D****: maxillary in lateral view.]*

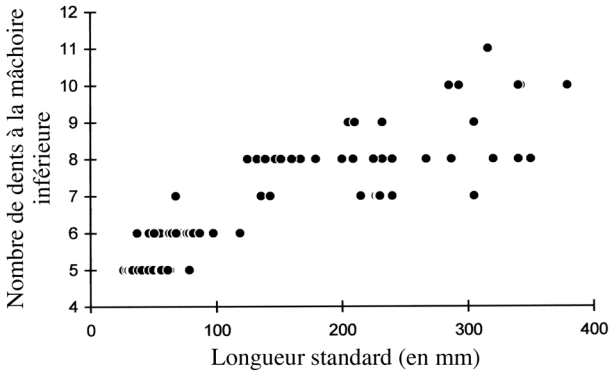


Figure 8. - *Tometes makue* n. sp. Variation du nombre de dents à la série labiale du dentaire en fonction de la longueur standard. *[*Tometes makue *n. sp. Variation of the teeth number on the mandibulary labial series against standard length.]*

métaptérygoïde-carré. Le processus ascendant de l'hyomandibulaire est allongé et étroit. L'aile antérieure de l'hyomandibulaire, bien développée mais restreinte à la partie supérieure de l'os, présente un processus antéroventral pointu. L'operculaire est étroit et allongé.

Arc hyoïde et appareil branchial

On compte 4 rayons branchiostèges, les deux premiers étant insérés sur le cératohyal antérieur, juste en arrière de la constriction médiane très prononcée. L'épihyal est court et trapu (Fig. 12A).

Chez deux spécimens de 48 et 84 mm de LS, les pharyngobranchiaux 2 et 3 présentent respectivement 15-16, et 28-30 épines situées sur le pédoncule postéroventral. Les épines du second pharyngobranchial sont situées sur un pédoncule en relief alors que celles du troisième sont implantées sur le pharyngobranchial lui-même (Fig. 12B, C).

Neurocrâne

Le neurocrâne est allongé et peu élevé, de forme générale très proche de celui de *Tometes trilobatus* (Jégu *et al.*, 2002 : fig. 12). Le bord supérieur du processus postérieur du supraoccipital est continu avec le bord dorsal du neurocrâne et le parasphénoïde n'est pas très courbé. En vue dorsale, le crâne est étroit, le frontal est allongé et le pariétal très étroit en avant du canal supratemporal. La fontanelle est allongée, avec une légère constriction au niveau de la barre épiphyséale elle-même placée au niveau médian de la fontanelle.

Région ethmoïdienne. - En vue dorsale, le mésethmoïde est large et triangulaire. Le bord postérieur du mésethmoïde limite la pointe antérieure de la fontanelle sur un tiers de sa distance à la barre épiphyséale. Les gorges supraethmoïda-

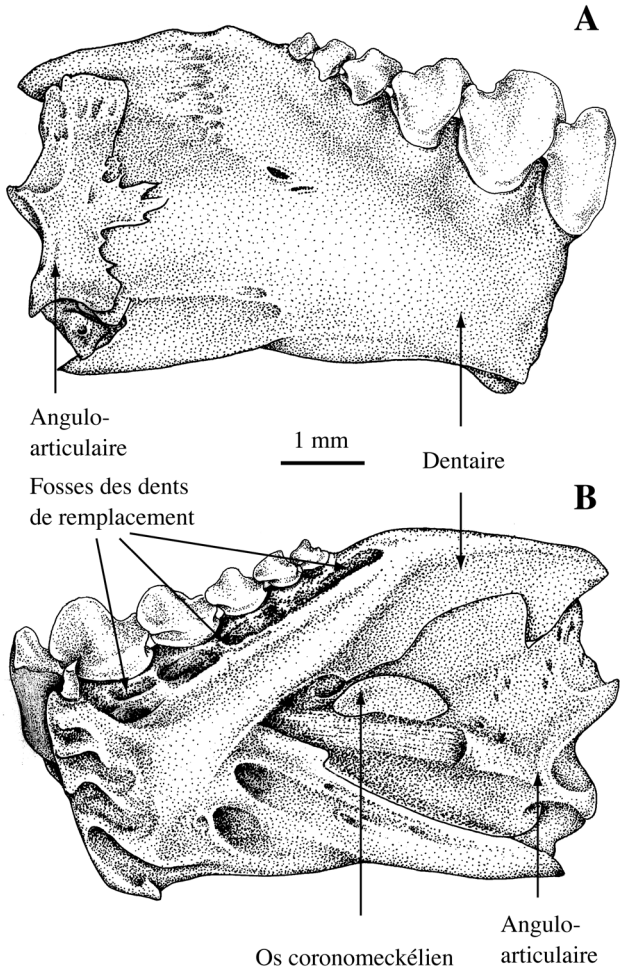


Figure 9. - *Tometes makue* n. sp., INPA 5678, 84 mm de LS. Dentaire gauche. **A** : vue labiale et **B** : vue linguale. [Tometes makue *n. sp., INPA 5678, 84 mm SL. Left dentary.* ***A****: labial view and* ***B****: lingual view.]*

les, qui reçoivent le processus ascendant du prémaxillaire, sont courtes et peu profondes. Les ailes supraethmoïdales définissant ces gorges sont limitées à la moitié antérieure du mésethmoïde. Le mésethmoïde est projeté vers l'avant en un processus fin et allongé.

En vue latérale, ce processus médian, projeté en avant du vomer, est courbe et conique. Le toit de la fosse olfactive, formée par le mésethmoïde et les ailes supraethmoïdales, est mince. La fosse olfactive est largement ouverte. L'ethmoïde latéral est réduit à une colonne étroite dont la projection antérieure vient au contact avec le mésethmoïde vers l'avant chez les spécimens de plus de 150 mm de LS, excluant le vomer du pourtour de la fenêtre olfactive. Le septum nasal, formé par une fine lame osseuse dorsale du vomer et une lame osseuse ventrale du mésethmoïde, isole les deux capsules olfactives sur les deux tiers antérieurs. Vers l'arrière, les capsules olfactives sont limitées par une expansion médiane de l'ethmoïde latéral qui ne vient ni au contact de son homologue, ni au contact du septum nasal. Le bord libre de cette expansion est régulièrement courbe et lisse. En vue frontale, le passage du nerf olfactif forme un large foramen au travers de cette expansion médiane.

En vue ventrale, le vomer est en forme d'écu, avec une forte constriction latérale entre la partie antérieure large et trapézoïdale et la partie postérieure oblongue. Les deux ailes latérales de la partie antérieure du vomer forment une concavité bien marquée. Le vomer ne couvre pas tout le plancher de la fosse olfactive, constitué par une fine lamelle osseuse entre celui-ci et le processus antérieur de l'ethmoïde latéral.

Région orbitaire. - L'ethmoïde latéral, le bord latéral du frontal et la pointe du sphénotique déterminent une ample cavité orbitaire dont l'ouverture atteint 42 à 45% de la longueur du neurocrâne, prise de la pointe du mésethmoïde au bord postérieur de l'épiotique. Vers l'avant de la fosse, le myodome antérieur est très largement ouvert, limité dorsalement par une fine paroi osseuse prolongeant le processus

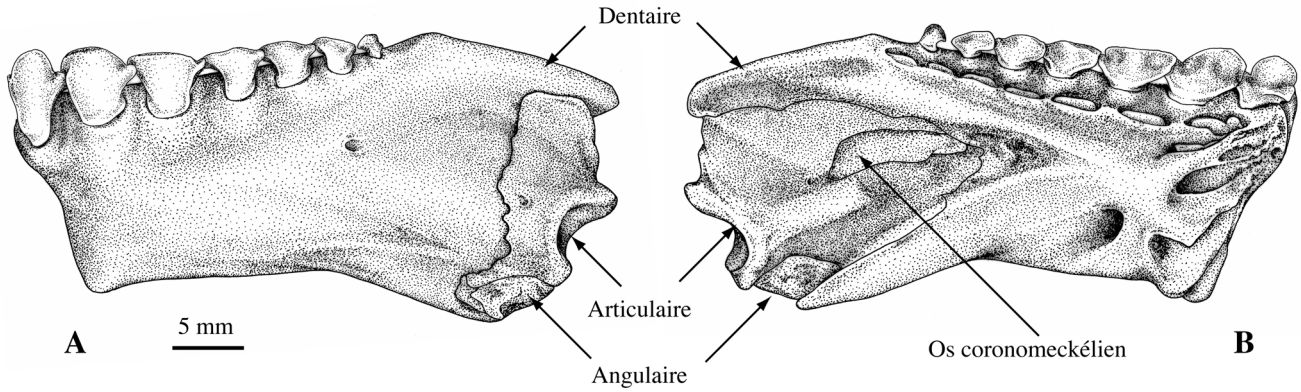


Figure 10. - *Tometes makue* n. sp., MNHN 2001-2817, 225 mm de LS. Dentaire gauche. **A** : vue labiale et **B** : vue linguale. *[*Tometes makue *n. sp., MNHN 2001-2817, 225 mm SL Left dentary.* ***A****: labial view and* ***B****: lingual view.]*

ascendant de l'orbitosphénoïde en avant du frontal. L'orbitosphénoïde est en fome de "L" inversé. Le processus antérieur n'atteint pas la paroi de l'ethmoïde latéral vers l'avant ni le parasphénoïde vers le bas. Le bord antérieur de ce processus est lisse alors que le bord ventral est très irrégulier. Le foramen optique est très amplement ouvert, triangulaire, limité vers l'avant par l'orbitosphénoïde, latéralement par le ptérosphénoïde et postérieurement par le prootique. La suture orbito-ptérosphénoïde est située très en avant de la suture ptérosphénoïde-prootique.

En vue ventrale, le toit de l'orbite est régulièrement concave. Le ptérosphénoïde est de forme générale hexagonale, percé en son centre par le foramen du nerf trochléaire. La suture orbito-ptérosphénoïde est rectiligne et verticale. Les sutures parasphénoïde-sphénotique et ptérosphénoïde-prootique sont aussi rectilignes. La suture frontal-ptérosphénoïde est indentée et alignée avec la suture frontal-orbitosphénoïde, elle-même fortement indentée.

En vue frontale, le sphénotique présente une forme d'aile. Le bord ventral est régulièrement concave, mais présente une convexité marquée au niveau de la suture sphénotique-prootique. La face frontale est marquée par de nom-

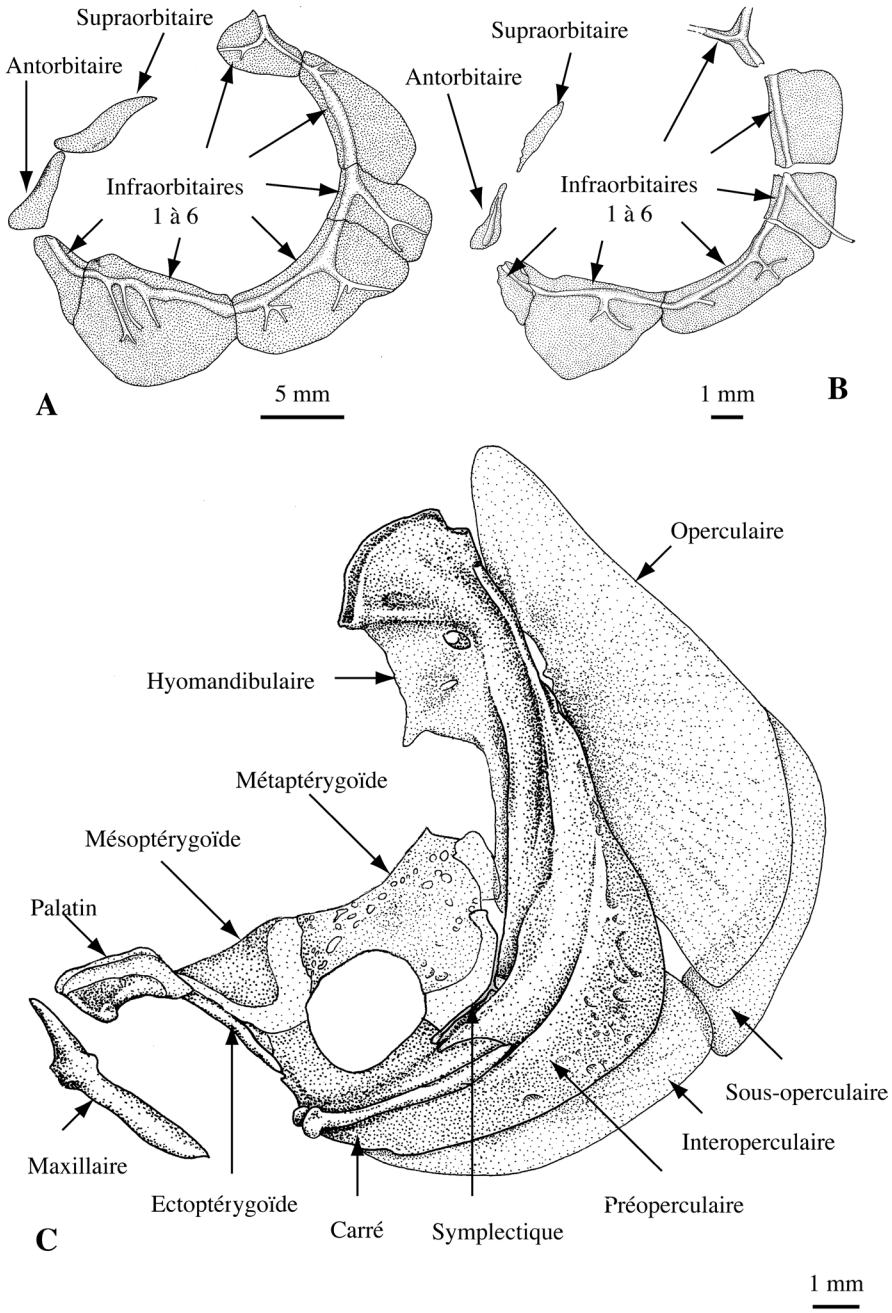


Figure 11. - *Tometes makue* n. sp.
A : MNHN 2001-2817, 225 mm LS, série infraorbitaire.gauche ; INPA 5678, 84 mm de LS, **B** : série infraorbitaire gauche et **C** : suspensorium gauche en vue latérale externe. *[*Tometes makue *n. sp.* ***A****: MNHN 2001-2817, 225 mm SL, left infraorbital bone series; INPA 5678, 84 mm SL,* ***B****: left infraorbital bone series and* ***C****: lateral view of the left suspensorium.]*

breux foramens, dont certains sont directement ouverts sur la fosse dilatatoire. La suture frontal-sphénotique est rectiligne, marquée par un léger recouvrement du frontal sur le sphénotique.

La face frontale du prootique est quadrangulaire et presque exclusivement occupée par le foramen du nerf trigémino-facial situé dans une légère dépression. Le pont prootique qui délimite le bord postérieur du foramen optique est situé sur le même plan vertical que l'ouverture du myodome postérieur. Le myodome postérieur est largement ouvert jusqu'à l'extrémité du parasphénoïde.

Fosse dilatatoire et région otique. - La fosse dilatatoire est étroite et allongée. Le bord dorso-postérieur de la fosse sur le frontal est très peu marqué. En revanche, le bord postérieur de la fosse sur le ptérotique est marqué par un repli de cet os formant une lamelle en surplomb de la fosse. La partie ventrale de la fosse est limitée vers l'avant par la pointe du sphénotique, très fine, et vers l'arrière par le processus ventral du ptérotique, court et divisé en deux lamelles osseuses de tailles voisines. La fosse est marquée par de nombreux foramens. Au niveau du frontal, ces foramens sont aveugles. En revanche, au niveau du sphénotique plusieurs d'entre eux s'ouvrent sur la cavité orbitaire. Les deux plus grands déterminent un pilier de la pointe du sphénotique et s'ouvrent sur le grand foramen de la face ventrale du sphénotique. Ils s'agit des zones d'insertion du *dilatator operculi* et du *levator arcus palatini*. Le pilier de l'épine sphénotique marque la limite ventrale du *dilatator operculi* et la limite dorsale du *levator arcus palatini* qui s'étend jusqu'au bord ventral du sphénotique. En vue latérale, le sphénotique est de forme losangique, plus haut que large.

La suture sphénotique-prootique-ptérotique est située au milieu de la fosse d'articulation de l'hyomandibulaire.

En vue latérale, le prootique est subrectangulaire, lami-

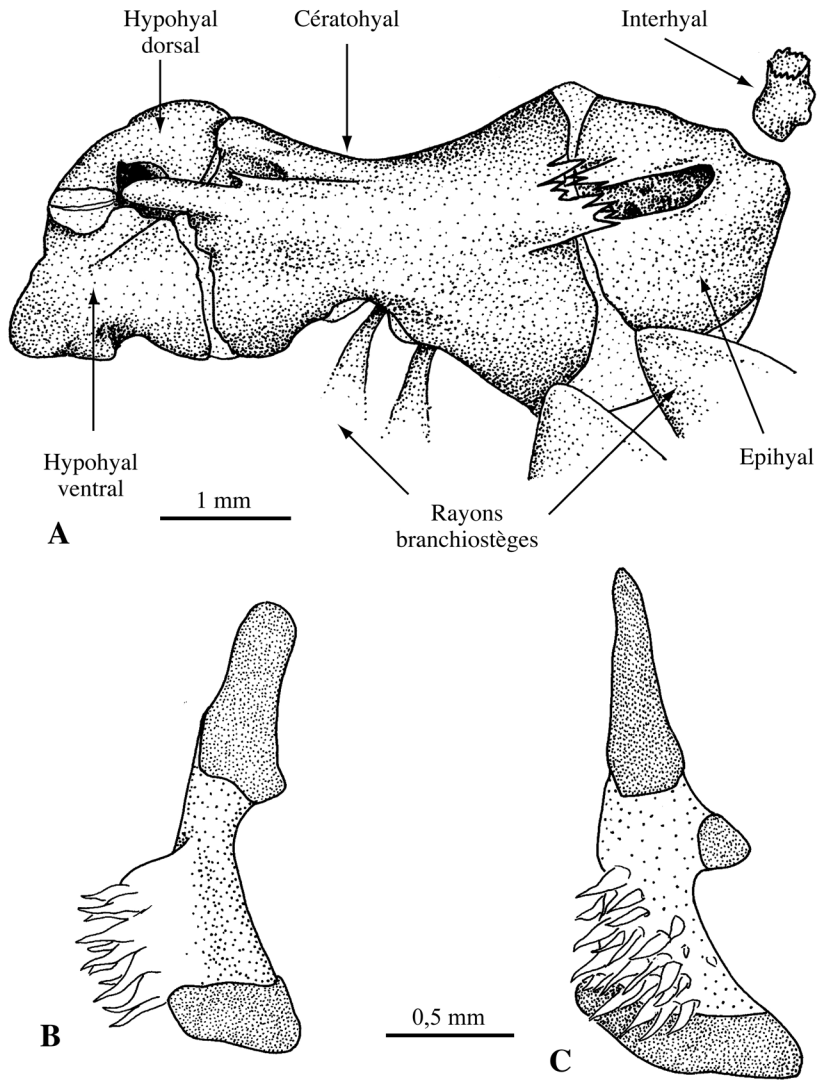
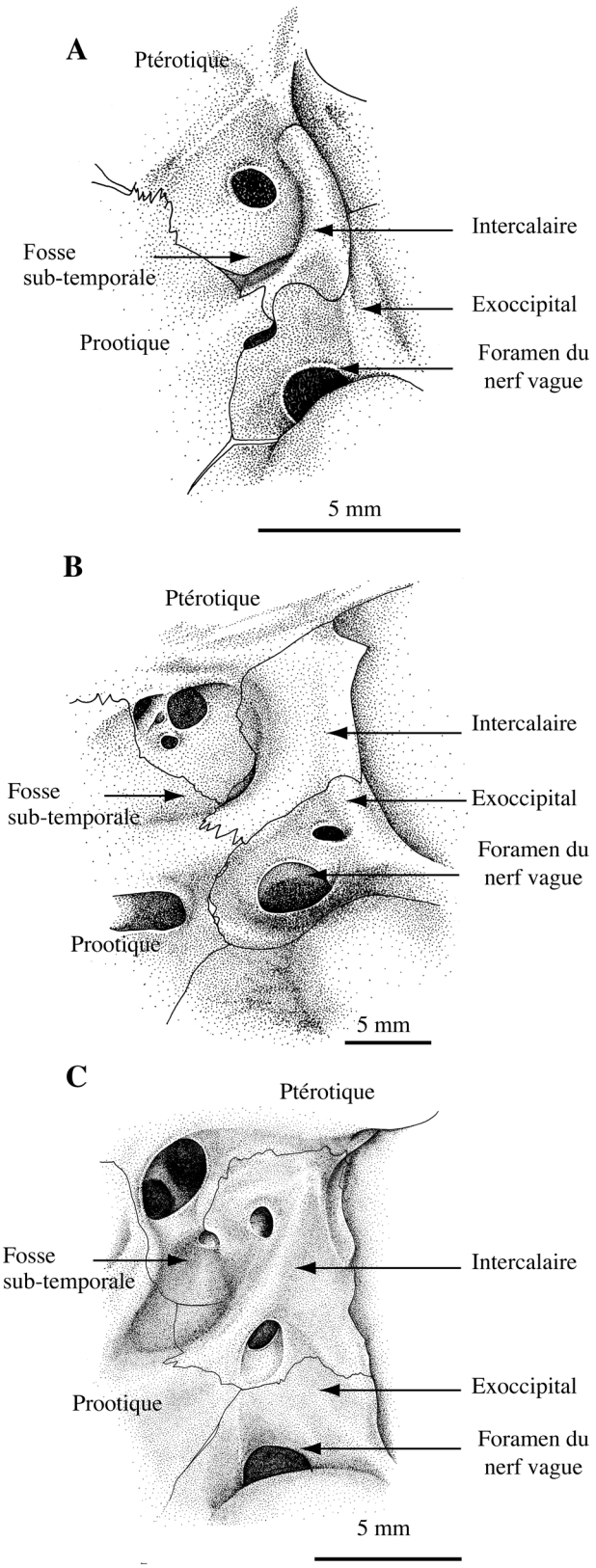


Figure 12. - *Tometes makue* n. sp., INPA 5678, 84 mm de LS. **A** : vue latérale du cératohyal gauche et vue latéroventrale des pharyngobranchiaux gauches, **B** : 2 et **C** : 3. *[*Tometes makue *n. sp., INPA 5678, 84 mm SL.* ***A****: lateral view of left ceratohyal and latero-ventral view of left pharyngobranchial,* ***B****: 2 and* ***C****: 3.]*



naire et plus haut que large. Les articulations avec les os adjacents sont rectilignes, sauf au niveau de l'articulation avec l'intercalaire. Le foramen auditif est allongé et plus large que le foramen du tronc hyomandibulaire du nerf facial situé immédiatement devant. La fosse subtemporale est bordée ventralement par l'intercalaire, en forme de "T" couché et bombé (Fig. 13A). Cette forme observée chez les autres espèces de *Tometes* et chez *Myleus setiger*, diffère chez *Colossoma* (Fig. 13B) ou *Piaractus* dont l'intercalaire est plan et subrectangulaire et chez *Prosomyleus* (Fig. 13C) ou *Myloplus* dont l'intercalaire est bombé, mais subrectangulaire ou triangulaire.

Le bord ventral du basioccipital est droit et l'articulation avec le parasphénoïde est située dans l'alignement de l'articulation prootique - parasphénoïde.

Région occipitale. - En vue latérale, la région située entre la fosse dilatatoire et le canal sensoriel est très courte. La branche du frontal située dans cette région est plus étroite que la partie du pariétal située en avant du canal, elle-même étroite. Le ptérotique, en forme de "Y" est étroit. En revanche, la plage du pariétal située entre le canal supratemporal et le bord antérieur de la fosse posttemporale supérieure est plus large. Le pariétal ne forme pas de repli osseux en surplomb de l'aire située en arrière du canal supratemporal.

La branche de l'épiotique délimitant les deux ouvertures de la fosse posttemporale est réduite à un mince arc osseux. La fosse posttemporale dorsale est subtriangulaire et la suture supraoccipital-épiotique est située sur l'angle proximal de la fosse.

En vue postérieure, les articulations entre l'épioccipital, le supraoccipital, l'exoccipital et le ptérotique sont toutes rectilignes. La pointe ventrale du supraoccipital est située plus bas que la barre transversale de l'épiotique. L'exoccipital, fortement réticulé, présente un foramen occipital en forme de goutte d'eau inversée. Sur le côté et en position distale par rapport au *foramen magnum* et au *cavum sinus imparfinis*, on observe deux petits foramens qui ouvrent directement dans la cavité du neurocrâne.

Appareil de Weber

En vue latérale, le complexe neural est rectangulaire, étroit et allongé. La zone de contact entre le bord dorsal du complexe neural et le supraoccipital est très courte. Le bord ventral du supraoccipital est ainsi libre sur plus des deux

Figure 13. - Vue ventrolatérale de l'intercalaire gauche chez **A** : *Tometes makue* n. sp., MNHN 2001-2817, 225 mm de LS, **B** : *Colossoma macropomum*, env. 330 mm de LS et **C** : *Prosomyleus rhomboidalis*, MNHN 2000-1722, 300 mm de LS. *[Ventro-lateral view of left intercalar in **A**:* Tometes makue *n. sp., MNHN 2001-2817, 225 mm SL, **B**:* Colossoma macropomum, *env. 330 mm SL and **C**:* Prosomyleus rhomboidalis, *MNHN 2000-1722, 300 mm SL.]*

tiers de son extension. Le complexe neural n'entre pas en contact avec la neurapophyse de la quatrième vertèbre. La suture entre le complexe neural et les arcs neuraux des troisième et quatrième vertèbres est rectiligne, sans indentation. Le processus ascendant de l'arc neural 3 est court (le cinquième de la hauteur du complexe neural). Le prolongement de l'arc neural 3 le long de la partie antérieure du complexe neural est nettement sigmoïde et développé en une lame osseuse incurvée vers l'arrière au niveau de la constriction antérieure du complexe neural. Le *claustrum* présente une quille ventrale et un processus postérieur étroit et courbe. L'*intercalarium* est en forme de "Y" étroit et sans foramen médian. Le processus transverse de la troisième vertèbre est court et triangulaire. Le processus transverse de la seconde vertèbre est allongé. Élargi à sa base, le processus transverse 2 est plus fin et de section circulaire au-delà du contact avec la première vertèbre.

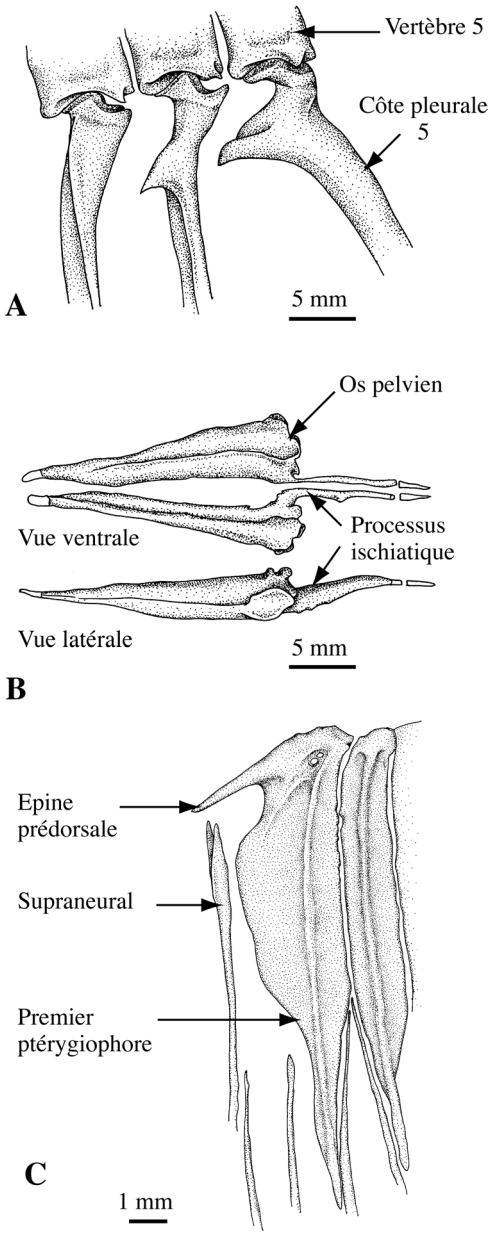


Figure 14. - *Tometes makue* n. sp., INPA 5678, 84 mm de LS. **A** : vue latérale interne des premières côtes pleurales ; **B** : ceinture pelvienne ; **C** : épine prédorsale. *[*Tometes makue *n. sp., INPA 5678, 84 mm SL.* ***A****: internal lateral view of first pleural ribs;* ***B****: pelvic girdle;* ***C****: predorsal spine.]*

En arrière de l'appareil de Weber, les côtes des vertèbres 5 et 6 présentent un processus postérieur triangulaire, plus grand à la côte 5, qui vient s'appuyer sur la côte suivante (Fig. 14A).

Ceintures pectorale et pelvienne

Le premier postcleithrum est séparé du second. Le post-cleithrum 2 est ovale. Le post-cleithrum 3 présente un processus laminaire postérieur à sa partie supérieure et se termine en une épine allongée (Fig. 15A, B). L'extrémité ventrale du supracleithrum est pointue. Le processus antérodorsal de l'extrascapulaire est fin et courbe alors que le lobe antéroventral est large et arrondi (Fig. 15C). Le bord postérieur du coracoïde est pointu. Le bord distal du cleithrum est lisse, sans épine antrorse, au niveau de l'attache des nageoires et au niveau de l'attache du mésocoracoïde. L'attache du mésocoracoïde sur le cleithrum présente une aile dorsale large en forme d'écu et un processus ventral plus fin. A ce niveau, le bord antérieur du cleithrum est légèrement convexe. Le processus antérieur du coracoïde est court et la fenêtre cleithro-coracoïdale est réduite. Le bord postérodorsal du coracoïde présente un processus épineux allongé.

L'os pelvien et le processus ischiatique sont très allongés. Le processus ischiatique est laminaire et atteint 50% de la longueur de l'os pelvien (Fig. 14B).

Squelette des nageoires caudale et dorsale

Le bord antérodorsal du premier ptérygiophore de la dorsale est régulièrement convexe (Fig. 14C). L'extrémité de l'épine prédorsale, pointue et allongée, est projetée en avant du bord du ptérygiophore.

Le squelette caudal est d'une configuration très proche de celle de *T. trilobatus* (Jégu *et al*., 2002 : fig. 17). En particulier, l'hypural II est libre de l'hypural I et du centrum préural (CP1). L'hypural III, soudé au CP1, est réduit à une bande osseuse étroite. La pointe antérieure de l'hypural IV est accolée au CP1.

Caractères méristiques

Les principaux caractères méristiques sont présentés dans le tableau II.

En ligne latérale, on compte 69-85 écailles perforées, dont 65-77 jusqu'à l'hypural et 3-7 sur la base de la nageoi-

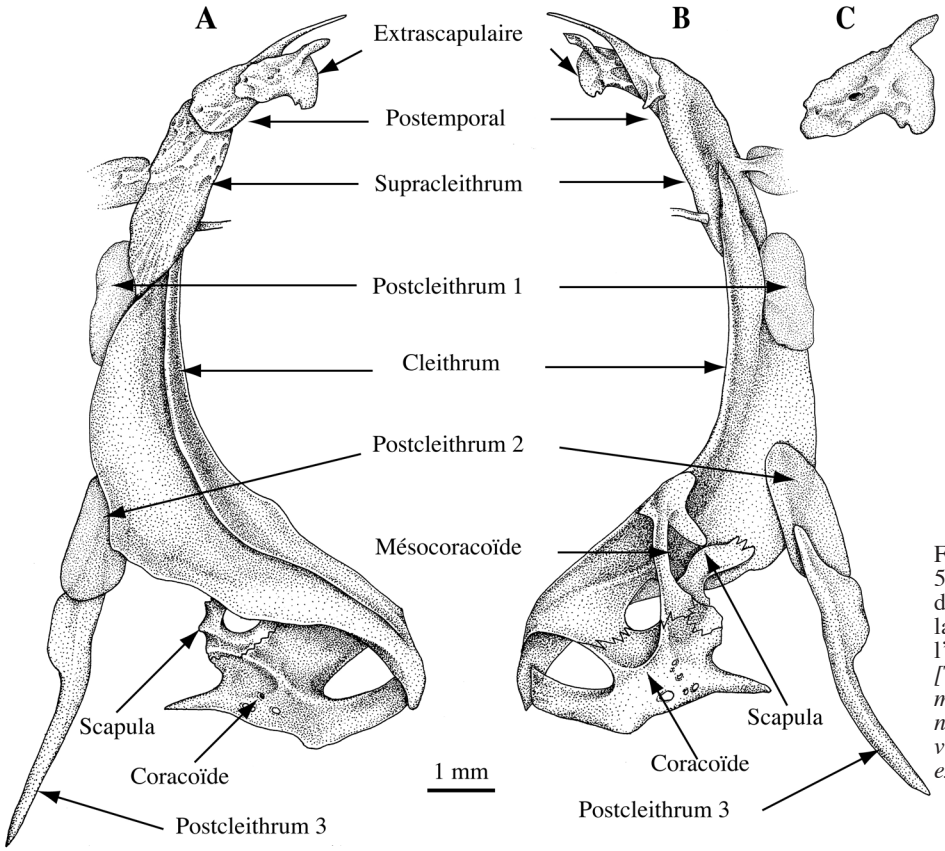


Figure 15. - *Tometes makue* n. sp., INPA 5678, 84 mm de LS. Ceinture scapulaire droite. **A** : vue latérale externe ; **B** : vue latérale interne ; **C** : détail de l'extrascapulaire en vue externe. *[*Tometes makue *n. sp.*, *INPA 5678*, *84 mm SL. Right scapular girdle*. ***A****: external lateral view;* ***B****: internal lateral view;* ***C****: detail of extrascapular bone in external view.]*

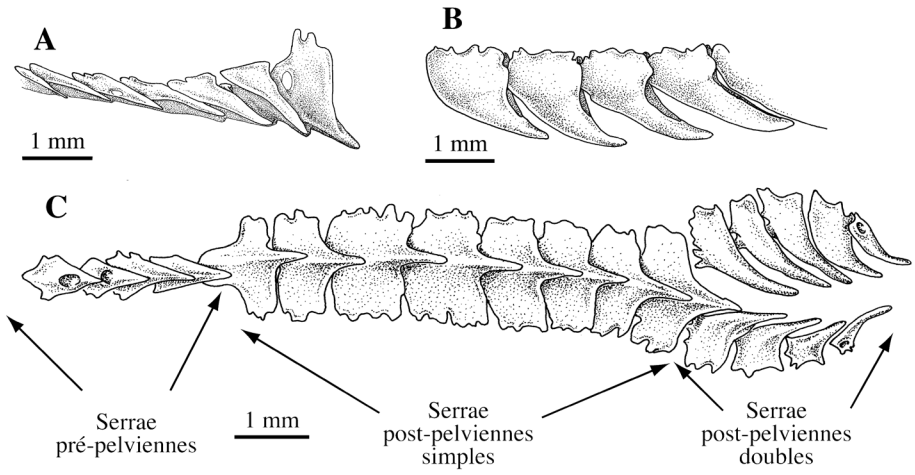


Figure 16. - *Tometes makue* n. sp. INPA 5678, 84 mm de LS. Serrae. **A** : pré-pelviennes et **B** : postpelviennes en vue latérales ; **C** : série des serrae en vue ventrale. *[*Tometes makue *n. sp.*, *INPA 5678*, *84 mm SL.* ***A****: prepelvic serrae and* ***B****: postpelvic serrae in lateral view;* ***C****: serrae in ventral view.]*

re caudale. La ligne latérale est oblique, puis rectiligne jusqu'à la caudale. Le canal des écailles perforées est bifurqué. Autour du pédoncule caudal on compte 32-40 séries d'écailles. On dénombre 13-23 serrae ventrales, dont 0-9 pré-pelviennes (0-7 chez les spécimens de moins de 50 mm de LS), 7-12 postpelviennes et 3-6 paires d'épines de part et d'autre du cloaque. Les serrae prépelviennes sont réduites à une petite épine souvent difficile à observer sous les écailles et dont la base présente un foramen (Fig. 16C). La base des serrae postpelviennes est large et dentelée.

Le nombre de rayons aux nageoires ne présente pas de variabilité géographique.

Les branchiospines du premier arc branchial sont allongées, rigides, recouvertes de petites dents villiformes, et présentent une petite membrane à leur base. On compte 7-14 branchiospines au rameau supérieur et 11-16 au rameau inférieur. Sur le rameau supérieur, on compte 7-9 branchiospines chez les spécimens de moins de 40 mm de

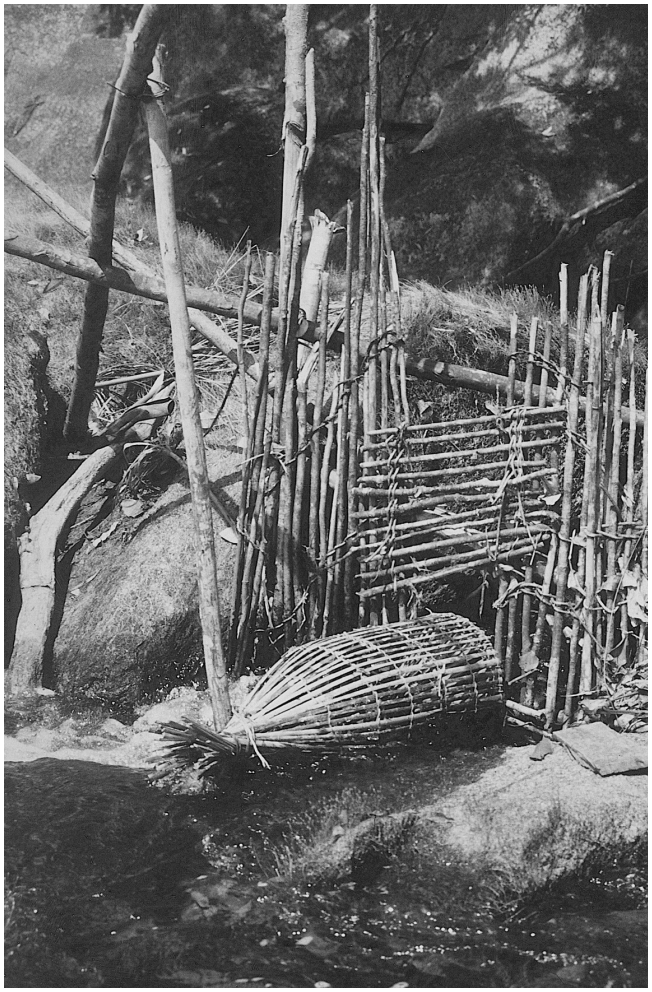


Figure 17. - Les matapi dans les rapides de Cachoeira Ipanoré (rio Uaupés) pendant l'étiage (Photo M. Jégu). *[The matapi traps in the rapids of Cachoeira Ipanoré (rio Uaupés) during the low water period (Photo M. Jégu).]*

LS, 8-13 entre 40 et 70 mm de LS et 12-14 chez les spécimens de plus de 70 mm de LS.

On compte 39-40 + CP1 vertèbres, dont 10-11 prédorsales et 14-15 + CP1 postdorsales. En avant du premier ptérygiophore de la dorsale, on compte 5-6 supraneuraux. Le premier ptérygiophore de la nageoire anale est situé deux vertèbres en avant du dernier ptérygiophore de la dorsale.

Coloration

Spécimens préservés en alcool. Les spécimens de plus de 80 mm de LS sont gris, avec les nageoires hyalines, mais les bords de la dorsale, de l'adipeuse, de la caudale et de l'anale sont noirs. Jusqu'à 35 mm de LS, les flancs présentent 6 à 7 bandes noires verticales bien plus larges que les bandes claires intercalaires (Fig. 2D). Entre 40 et 85 mm de LS, on compte 9 à 10 bandes dont la largeur et la teinte s'atténuent au fur et à mesure de la croissance. Entre 45 et 85 mm de LS, on note la présence d'une petite tache humérale noire et ronde, plus petite que l'œil, située au niveau de la première bande verticale et de la ligne latérale (Fig. 2C).

Spécimens frais. Les flancs sont uniformément argentés, les nageoires sont jaune-grisé, et les bords de la dorsale, de l'anale, de l'adipeuse et de la caudale sont gris foncé à noirs. Nous n'avons pas noté la présence de la tache humérale sur les jeunes spécimens frais.

Biotope et biologie

Tometes makue est présente au Brésil dans les hauts cours du rio Negro et de son affluent principal, le Uaupès, et au Venezuela dans le haut cours de l'Orénoque et dans le Caroni et le Caura, des fleuves à très faible conductivité qui drainent le plateau précambrien des Guyanes. *T. makue* n'est pas signalée du Rio Branco, un des principaux affluents du Rio Negro, malgré d'importantes campagnes de collectes dans les rios Mucajai et Uraricoera, deux des principaux formateurs de ce bassin (Ferreira *et al*., 1988; Jégu et Santos, 2002). La taille maximale observée pour *T. makue* est de 370 mm de LS.

Tous les spécimens, jeunes comme adultes, ont été capturés dans les rapides et souvent dans des rapides recouverts d'herbiers à Podostemaceae. Ce sont des portions de cours d'eau à fort courant, sur un lit rocheux et sableux. Les contenus stomacaux de quelques spécimens de grande taille révèlent que les Podostemaceae représentent une part très importante du régime alimentaire de ces poissons.

Les Amérindiens Tukano de la région d'Ipanoré sur le Uaupès capturent *T. makue* dans les rapides, à l'épervier, la sagaie (harpon), la flèche, l'hameçon, par empoisonnement ou grâce à des pièges appelés matapi. L'appât de la pêche à l'hameçon est constitué d'un brin de Podostemaceae fixé sur la hampe. D'après les informations obtenues auprès des Tukano d'Ipanoré, c'est un mode très sélectif de capture de *T. makue*, ce que nous avons pu vérifier sur le terrain. La pêche au poison végétal, pratiquée au cours de l'étiage, permet la capture de nombreuses espèces de rapides, mais aussi de nombreux juvéniles vivant dans les herbiers à Podostemaceae, dont *T. makue*. La pêche au matapi se pratique durant la crue et permet la capture de spécimens remontant les rapides. Il s'agit d'une palissade, érigée entre les roches, dans laquelle on pratique une ouverture où est inséré un double cône de branchage dont l'entrée est dirigée vers l'aval. Le poisson pénétrant dans ce piège sera retenu par le cône interne (Fig. 17). La technique du matapi est particulièrement bien décrite et illustrée par Chernela (1985a, b) dans une étude des communautés indigènes du haut Uaupès. Ce poisson, caractérisé par les indiens comme "le pacu allongé, noir quand il est grand et avec des filaments dorsaux", est appelé *makue ñigí* chez les Tukano (D. Buchillet, IRD, comm. pers., nov. 2001), *kassama* chez les Tariano d'Urubuquara (M.J., obs. pers., fév. 91), *surapire*

Tableau II.- *Tometes makue* n. sp. Variation des caractères méristiques chez les types, les populations du rio Negro et de l'Orénoque et variation observée par Sepulveda dans le rio Caroni. *[*Tometes makue *n. sp. Meristic characters of type specimens and populations of Negro and Orinoco Basins and variation observed by Sepulveda in the rio Caroni.]*

	Jégu & Santos, 2002									Hurtado Sepulveda, 1984, Caroni
	Holotype	Paratypes		Rio Negro, Brésil				Orénoque, Venezuela		
Longueur standard (mm)	240,0	n	119,0 - 305,0	n	18,0 - 97,5	n	125,0 - 375,0	n	27,0 - 340,0	400,0 - 450,0 (5 ex.)
Écailles en ligne latérale à l'hypural	70	13	69-78	22	65-77	15	68-75	12	66-76	-
Écailles en ligne latérale (total)	78	13	74-85	22	67-83	15	74-83	12	72-81	85-100
Écailles au pédoncule caudal	32	13	34-38	21	31-38	15	34-38	13	34-35	-
Rayons à la nageoire dorsale	iv + 19	13	ii-iii + 19-20	28	ii-iii + 18-21	19	ii-iii + 18-20	14	ii-iii + 19-21	ii + 22
Rayons à la nageoire anale	iv + 29	13	iii-iv + 27-30	27	iii-iv + 27-31	19	iii-iv + 27-30	12	iii-iv + 30-32	iii + 33-35
Rayons aux nageoires pectorales	i + 17	13	i + 15-17	22	i + 15-18	19	i + 15-18	14	i + 14-17	i + 16-19
Rayons aux nageoires pelviennes	i + 7	10	i + 7	23	i + 7	18	i + 7	14	i + 7	i + 7
Dents au prémaxillaire	ii + 5	13	ii + 5	14	ii + 5	6	ii + 5	20	ii + 5-6	ii + 5
Dents au dentaire	i + 7	13	i + 6-9	14	o-i + 5-6	19	o-i + 6-9	18	i + 5-11	i + 8-9
Branchiospines	-	3	14 /1/ 15-16	29	7-12/1/11-16	4	12-14/1/14-16	14	8-13/1/13-18	15 / 1 / 15
Serrae prépelviennes	0	13	1-9	35	0-8	16	0-9	19	0-7	-
Serrae postpelviennes simples	11	13	7-12	35	7-13	16	7-11	20	7-11	-
Serrae postpelviennes doubles	5	13	4-6	35	3-6	16	4-8	20	3-6	-
Serrae totales	16	13	14-23	35	10-23	16	15-21	19	12-22	-
Vertèbres totales	40	-	-	24	39-40 + CP1	8	39-40 + CP1	-	-	-
Vertèbres prédorsales	11	-	-	24	10-11	8	10-11	-	-	-
Vertèbres postdorsales	15	-	-	24	14-15 + CP1	8	14-15 + CP1	-	-	-
Vertèbres anale —> dorsale	2	-	-	24	2-3	8	1-2	-	-	-
Supraneuraux	5	-	-	24	5-6	8	6	-	-	-

Tableau III. - Récapitulatif des principaux caractères méristiques chez les adultes de *Tometes makue* n. sp., *T. trilobatus* Valenciennes, 1850, *T. lebaili* Jégu *et al*., 2002, *Mylesinus paraschomburgkii* Jégu *et al*., 1989, *M. pauscisquamatus* Jégu & Santos, 1988, *Myleus setiger* Müller & Troschel, 1844, *M. knerii* (Steindachner, 1881) et *Ossubtus xinguense* Jégu, 1999. *[Summary of the main meristic characters in adults of* Tometes makue *n. sp*., T. trilobatus *Valenciennes*, *1850*, T. lebaili *Jégu* et al., *2002*, Mylesinus paraschomburgkii *Jégu* et al., *1989*, M. pauscisquamatus *Jégu & Santos*, *1988,* Myleus setiger *Müller & Troschel*, *1844,* M. knerii *(Steindachner, 1881)* and Ossubtus xinguense *Jégu, 1999.]*

	Tometes mahkue n. sp.	*Tometes trilobatus*	*Tometes lebaili*	*Mylesinus paraschomburgki*	*Mylesinus paucisquamatus*	*Myleus setiger*	*Myleus knerii*	*Ossubtus xinguense*
Longueur standard (mm)	100-450	117-410	50-460	70-365	99-200	100-214	121	149-176
Écailles en ligne latérale à l'hypural	69-78	58-72	67-72	*	*	69-94	72	68-76
Écailles en ligne latérale (total)	72-85	63-79	72-79	75-96	60-82	63-88	78	73-83
Écailles au pédoncule caudal	34-38	27-34	32-36	34-42	30-34	30-40	32	36-42
Rayons à la nageoire dorsale	ii-iii + 18-20	iii + 18-21	iii + 19-22	ii-iii+ 18-21	ii-iii + 20-23	ii-iii + 17-20	ii + 24i	ii-iii + 19-21
Rayons à la nageoire anale	iii-iv + 27-32	iii-iv + 29-33	iv + 29-33	iii-iv + 26-32	iii-iv + 28-30	iii-iv + 30-34	iii + 31	iii-iv + 22-25
Rayons aux nageoires pectorales	i + 14-17	i + 13-17	i + 15-17	i + 14-17	i + 15-17	i + 14-18	i + 15	i + 15-16
Rayons aux nageoires pelviennes	i + 7	i + 7	i + 7	i + 7	i + 7	i + 7	i + 7	i + 7
Dents au prémaxillaire.	5-6 + ii	5 + ii	5 + ii	5 + ii	5 + ii	5 + ii	5 + ii	5 + ii
Dents au dentaire	6-11 + o-i	5-6 + i	6-8 + i	7-15 + o	7-10 + i	5 + i	4-5 + i	4 + o
Branchiospines	12-14/1/14-18	9-13/1/12-16	13-17/1/15-18	14-16/1/14-19	11-12/1/13-17	9-13/1/12-15	11/1/14	9-10/1/11-16
Serrae prépelviennes	0-9	11-24	19-26	3-12	5-10	17-31	22	0
Serrae postpelviennes simples	7-12	6-10	6-10	8-12	8-10	6 -11	10	6-9
Serrae postpelviennes doubles	4-8	5-8	3-8	4-8	4-8	4-10	5	6-7
Serrae totales	12-23	25-38	34-41	13-27	19-29	30-46	37	11-16
Vertèbres totales (+ CP1)	39-40	38-40	38-40	36-39	37-39	37-39	38	37
Vertèbres prédorsales	10-11	10-12	9-10	10-11	10-11	9-10	9	9-11
Vertèbres postdorsales (+ CP1)	14-15	12-15	13-14	13-14	12-14	13-15	14	12-13
Vertèbres anale —> dorsale	1-2	2-3	3-5	2-4	3-4	2-3	3	2-3
Supraneuraux	6	6-8	6-7	6-7	5-6	5	5	6-8

dans la région du Caroni au Venezuela (Hurtado Sepulveda, 1984 : 131) et serait appelé *hohu* au sud du Venezuela.

Etymologie

Tometes makue en hommage aux amérindiens Tukano pour lesquels le *makue ñigi* (pacu noir) représente une espèce de grande valeur hédonique et culturelle.

DISCUSSION

Tometes makue se différencie de *T. trilobatus* et de *T. lebaili* par les caractéristiques suivantes : un plus grand nombre de dents au dentaire (6-11 chez les adultes contre 5-6 chez *T. trilobatus* et 6-8 chez *T. lebaili*) ; moins de serrae prépelviennes (0-9 chez les adultes contre 11-24 chez *T. trilobatus* et 19-26 chez *T. lebaili*); le corps est moins haut que chez *T. trilobatus* (51-62% de la LS chez les spécimens de plus de 100 mm de LS contre 60-67% chez *T. trilobatus*) ; la base de l'anale est plus courte (28-33% de LS contre 32-36% chez *T. trilobatus*) ; la bouche est horizontale chez *T. makue* et oblique chez *T. lebaili*. *Tometes makue* est donc bien une espèce nouvelle, différente de *T. trilobatus* et de *T. lebaili*. Les principales caractéristiques méristiques de ces espèces sont présentées dans un tableau comparatif (Tab. III), avec celles des espèces des genres proches.

Tometes makue partage plusieurs caractères avec *T. trilobatus* et *T. lebaili*, *Myleus setiger*, *Mylesinus* et *Ossubtus*. Le mésethmoïde est triangulaire, large à la suture avec le frontal, pointu et projeté en avant du vomer. Le mésethmoïde est fin et les gorges formées par les ailes supraethmoïdales sont réduites. La fenêtre olfactive est largement ouverte. Le prémaxillaire est laminaire et le processus fin, étroit, oblique. Le processus latéral du prémaxillaire s'arrête au niveau de la dernière dent mais présente un processus transversal sur la face proximale, au-dessus de la dernière dent. Les dents de la série linguale du prémaxillaire sont accolées à celles de la série labiale. Le dentaire est laminaire, subrectangulaire et peu courbé. L'extrémité postérodorsale du dentaire est projetée en arrière et au-dessus du processus ascendant de l'articulo-angulaire. La nageoire dorsale présente moins de 23 rayons bifurqués.

Tometes makue partage plusieurs caractères avec *T. trilobatus* et *T. lebaili*, *Mylesinus* et *Ossubtus*. Le processus osseux transversal du prémaxillaire est large. Le prémaxillaire, triangulaire chez les jeunes, est subrectangualaire à rectangulaire chez les adultes. Les dents du dentaire incisiformes, à base allongée et fine, (tri-) bicuspides et engrenées (le lobe postérieur inséré dans une gorge du lobe principal de la dent suivante). En avant des pelviennes le ventre est arrondi, sans quille médiane ou latérale. Les serrae prépelviennes, quand elles sont présentes, sont réduites à des épines faiblement insérées sous la peau et les premières serrae sont insérées en arrière de la verticale à la pointe de la côte 5.

Avec *T. trilobatus* et *T. lebaili*, *Tometes makue* se différencie de *Mylesinus* et *Ossubtus* par la forme des deux dernières dents du prémaxillaire, épaisses, courtes, à couronne sigmoïde, base large, et trois lobes bas et sub-égaux. Chez *Mylesinus* et *Ossubtus*, les deux dernières dents sont de même forme et même taille que les premières, hautes, fines, avec le lobe central beaucoup plus grand que les lobes accessoires. *Tometes* se différencie aussi par la forme des dents au dentaire qui sont plus épaisses et plus fortement insérées sur la mâchoire que chez *Mylesinus* et *Ossubtus*. Le processus transversal du prémaxillaire est beaucoup plus développé chez *Mylesinus* et *Ossubtus* chez lesquels il prend la forme d'une lamelle. *Ossubtus* se différencie de *Tometes* par la position du neurocrâne incliné à 45° vers le bas et une bouche complètement infère.

Tometes et *Ossubtus* se différencient de *Mylesinus* par la position des dents des deux paires de la série linguale au maxillaire, accolées latéralement l'une à l'autre, alors qu'elles sont séparées chez *Mylesinus* (Fig. 4C, D).

La morphologie générale des populations de *Tometes makue* de l'Orénoque et du rio Negro est assez semblable. Leur caractères méristiques sont confondus mais le nombre de dents au dentaire chez les adultes est supérieur dans l'Orénoque (9-11 paires contre 7-9 dans le rio Negro). Bien que la plupart des caractères morphométriques soient très proches, nous avons observé quelques différences entre les deux populations, portant soit sur les adultes soit sur les jeunes. L'espace interorbitaire et le diamètre de l'œil sont légèrement plus grands chez les adultes de l'Orénoque (Tab. I). En revanche, la lacune à la joue est plus étroite chez les juvéniles de l'Orénoque et plus large chez les adultes. La distance prédorsale et la base de la dorsale sont plus longues chez les adultes de l'Orénoque et la distance interdorsale plus courte. La tête est un peu plus large chez les juvéniles de l'Orénoque.

Kner (1860 : 32, pl. III, fig. 7) rapporte deux exemplaires (40 à 50 cm de longueur totale) de "Panoré cachoeira" [cachoeira Ipanoré] dans le haut cours du rio Uaupès (bassin du rio Negro) à *Mylesinus schomburgkii* Valen-ciennes, 1850, décrite du fleuve Essequibo (Guiana). Norman (1929 : 821), d'après les conclusions de M. Holly qui a pu consulter ces spécimens, les rapporte à *Myleus setiger* Müller & Troschel, 1844. Une recherche au Muséum de Vienne en août 1999, aussi bien dans la collection de matériel en alcool que dans celle des spécimens secs, ne nous a pas permis de les retrouver. D'ailleurs aucun Serrasalminae à deux séries de dents au prémaxillaire provenant du rio "Vaupé" ou de la "Cachoeira Panoré" ne figure dans le fichier sur cartes de la collection. Kner (1860 : 32) signale la présence de 7 à 10 dents tranchantes "en forme de trèfle"

au dentaire de ces spécimens, sans faire état de dent symphysaire en arrière de la série principale. L'auteur (1860 : 33) décrit les serrae postpelviennes en avant et autour du cloaque sans faire état de serrae prépelviennes. Chez *M. setiger*, une espèce dont la morphologie générale est bien différente de celle de ces spécimens (Jégu et Santos, 2002 : fig. 4), le nombre de dents au dentaire est fixé à 5 et ces dents ne sont pas en forme de trèfle. Les spécimens de Kner n'appartiennent donc pas à *M. setiger.* En revanche, la description ne nous permet pas d'affirmer qu'il s'agisse de *T. makue* plus que de *Mylesinus paraschomburgkii* Jégu *et al*., 1989, citée du Uatumã à l'Araguari, ou de *M. paucisquamatus* Jégu & Santos, 1988, décrite du Tocantins. Toutefois, la localité de collecte et la répartition géographique des autres espèces nous incite à placer ces spécimens dans *Tometes makue*.

Jégu et Santos (1988) rapportent, par erreur, à *Mylesinus paucisquamatus* le spécimen SU55344 collecté dans le rio Negro et examiné par Nelson (1961), alors qu'il s'agit du spécimen CAS 20221 collecté dans le Tocantins par C. Ternetz.

Nous avons pu examiner deux des spécimens du rio Caroni que Hurtado Sepulveda (1984) rapporte à *Mylesinus schomburgkii* (MHNLS 4125 et 4126). Il s'agit bien de *Tometes makue*. *Mylesinus schomburgkii* citée au Venezuela par Machado-Allison et Fink (1995 : 48) à partir du travail de Hurtado Sepulveda (1984), doit donc être replacée dans *Tometes*.

Machado-Allison et Fink (1995 : 46) citent *Utiaritichthys sennaebragai* Miranda Ribeiro, 1937 qu'ils différencient de *Tometes* (*Mylesinus* dans le texte) par le faible nombre de dents au dentaire, mais nous avons pu vérifier que ce nombre croît avec la taille des spécimens (Fig. 5). Les petits spécimens du bassin de l'Orénoque que nous avons pu examiner, présentaient une forme générale et une robe assez proches de celles décrites par Machado-Allison et Fink (1995 : fig. 20) pour *U. sennaebragai*. Ces différents éléments suggèrent que la citation d'*Utiaritichthys* au Venezuela par Machado-Allison et Fink (1995) doit être rapportée à *Tometes makue*. Jégu *et al*. (2002) soulignent déjà que la description ostéologique du genre *Utiaritichthys* Miranda Ribeiro présentée par Machado-Allison (1982, 1986) correspond soit à *Myleus setiger*, soit à un jeune *Tometes*.

Comme les autres espèces de *Tometes*, de *Mylesinus* et d'*Ossubtus*, ainsi que *Myleus setiger* et *Prosomyleus rhomboidalis*, *T. makue* semble être inféodée aux zones de rapides. Il convient toutefois de noter que *T. makue* reste toujours présente dans le lac de barrage de Guri sur le Caroni après sa mise en eau (Lasso *et al*., 1989b). La persistance d'espèces rhéophiles dans les barrages quelques mois à quelques années après leur mise en eau a déjà été observée dans les zones contiguës au barrage de Petit Saut sur le Sinnamary (Guyane française) pour *Prosomyleus rhomboidalis* (Mérona, IRD, Cayenne, comm. pers.), au barrage de Tucurui sur le Tocantins (Brésil, Pará) pour *Myleus setiger* (Mérona *et al*., 2001) et au barrage de Serra da Mesa (Haut Tocantins, Goias, Brésil) pour *Mylesinus paucisquamatus* et *Myleus setiger* (obs. pers., M.J. août 1997). Dans ces conditions, le canal de Cassiquiare, à la frontière du Brésil et du Venezuela, reliant les bassins de l'Orénoque et du rio Negro, devrait permettre le passage des populations d'un bassin à l'autre. Toutefois, le Cassiquiare forme une large zone d'inondation et de savanes et, s'agissant de poissons rhéophiles, il est possible qu'ils ne fréquentent pas ce type de biotope. Ainsi, dans leur étude de la Gran Sabana (Venezuela), haut plateau situé entre 800 et 1300 m et drainé par les principaux formateurs du rio Caroni, Lasso (1989) et Lasso *et al*. (1989a) ne font état d'aucun Serrasalminae dans cette région de forêt galerie et savanes herbacées inondables. Dans son étude des savanes Rupununi au Guiana, Lowe McConnell (1964) ne relève d'ailleurs la présence des Serrasalminae rhéophiles *Myleus setiger* (*M. pacu* dans le texte) et *Prosomyleus rhomboidalis* que dans le seul cours principal du fleuve.

CLÉ D'IDENTIFICATION DES ESPÈCES DU GROUPE *MYLEUS*

Jégu et Santos (2002) réhabilitent *Myleus setiger*, espèce type de *Myleus*, puis Jégu, Santos *et al*. (2002), montrent que *Myleus* partage avec *Tometes*, *Mylesinus* et *Ossubtus* plusieurs caractères uniques chez les Serrasalminae présentant un lobe secondaire à l'anale. Parmi ceux-ci, on trouve une large fosse olfactive, le dentaire et le prémaxillaire laminaires, un processus transversal sur la paroi linguale du prémaxillaire ainsi que des dents engrenées. Nous proposons ci-dessous une clé d'identification de ces espèces avec un tableau comparatif de leurs principaux caractères méristiques.

1a. - Serrae prépelviennes formant une quille bien marquée; les deux paires de dents frontales de la série labiale du prémaxillaire accolées latéralement les unes aux autres .....2 *Myleus*

1b. - Serrae prépelviennes réduites ou absentes, absence de quille préventrale; les dents frontales de la série labiale du prémaxillaire jamais accolées latéralement les unes aux autres 3

2a. - Nageoire dorsale avec 17 à 20 rayons branchus ....*Myleus setiger*

2b. - Nageoire dorsale avec 24 rayons branchus (Maroni) .. ..*Myleus knerii*

3a. - Dernières dents de la série labiale du prémaxillaire tricuspides, plus larges que hautes, couronne sigmoïde . .....4 *Tometes*

3b. - Dents de la série labiale du prémaxillaire tricuspides hautes et étroites, planes et à couronne rectiligne 6

4a. - Bouche terminale, rectiligne.....5

4b. - Bouche oblique dirigée vers le haut (Sinnamary, Mana, Maroni, Commewine) ..... *Tometes lebaili*

5a. - Moins de 10 serrae prépelviennes ; 6 à 11 dents au dentaire (Rio Negro, Orénoque, Caroni) .... *Tometes makue*

5b. - Plus de 10 serrae prépelviennes ; 5 à 6 dents au dentaire (Araguari, Flexal, Oyapock) .... *Tometes trilobatus*

6a. - Bouche terminale horizontale, 7 à 15 dents au dentaire; présence de serrae en avant des pelviennes .... 7 *Mylesinus*

6b. - Bouche oblique, tournée vers le bas, au plus 4 dents au dentaire; absence de serrae en avant des pelviennes (Xingu) .....*Ossubtus xinguense*

7a. - Absence de dents symphysaires au dentaire; 7 à 10 dents à la série principale du dentaire (Tocantins) .... *Mylesinus paucisquamatus*

7b. - Présence d'une paire de dents symphysaires en arrière de la série principale du dentaire; 7 à 15 dents au dentaire (Uatumã, Trombetas, Jari, Araguari) .... *Mylesinus paraschomburgkii*

Remerciements. - Tous nos remerciements aux pêcheurs et techniciens du CPBA de l'INPA à Manaus (Roberval, Raimundo, Carlito et Agenor) qui ont su adapter leurs techniques de pêche aux rapides du rio Negro pour la capture des spécimens. Nos remerciements à D. Buchillet (IRD, Antenne de Brasilia) pour ses informations sur le peuple Tukano et les Améridiens du haut rio Vaupès. Les diaphanisations ont été réalisées par M. Beaunier (MNHN, Paris) et les dessins sont de E. Belmont-Jégu. Nos remerciements à F. Meunier et P. Keith (MNHN, Paris) pour leurs critiques et suggestions ainsi qu'à M.-L. Bauchot et M. Beaunier pour la relecture du manuscrit. Nos remerciements aux arbitres pour leurs remarques et leurs suggestions

RÉFÉRENCES

CHERNELA J.M., 1985a. - Pesca e hierarquização no Uaupés. *In:* Etnologia brasileira. Vol. I, Etnobiologia (Ribeiro B., ed.), pp. 235-249. Rio de Janeiro.

CHERNELA J.M., 1985b. - Indigenous fishing in the neotropics: The Tukanoan Uanano of the blackwater Uaupes river basin in Brazil and Colombia. *Interciencia*, 10(2): 78-86.

COURTEMANCHE M. & V. LEGENDRE, 1985. - Os de Poissons : Nomenclature codifiée, Noms anglais et français. 61 p. Bibliothèque nationale du Québec.

CUVIER G. & A. VALENCIENNES, 1850. - Histoire naturelle des Poissons. 22 : i-xx, 1-532. Paris et Starsbourg: Bertrand et Levrault.

FERREIRA E., SANTOS G.M. DOS & M. JÉGU, 1988. - Aspectos ecologicos da ictiofauna do rio Mucajai, na area da ilha de Paredão, Roraima. *Amazoniana*, 10(3): 339-352.

FINK W.L., 1993. - Revision of the piranha genus *Pygocentrus* (Teleostei, Characiformes). *Copeia,* 1993(3): 665-687.

HURTADO SEPULVEDA N.A., 1984. - *Mylesinus schomburgkii* (Teleostei, Characidae). Primera cita para la ictiofauna de Venezuela. *Mem. Soc. Cienc. nat. La Salle*, 44(121): 131-142.

JÉGU M., 1992. - *Ossubtus xinguense* un nouveau genre et une nouvelle espèce du rio Xingu, Brésil (Teleostei ; Serrasalmidae). *Ichthyol. Explor. Freshw.*, 3(3): 235-252.

JÉGU M., KEITH P. & E. BELMONT-JÉGU, 2002. - Une nouvelle espèce de *Tometes* (Teleostei : Characidae : Serrasalminae) du bouclier guyanais, *Tometes lebaili* n. sp. *Bull. Fr. Pêche Pisci.*, 364: 23-48.

JÉGU M., LEÃO E.L.M. & G.M. DOS SANTOS, 1991. - *Serrasalmus compressus*, une espèce nouvelle du rio Madeira, Amazonie (Pisces, Serrasalmidae). *Ichthyol. Explor. Freshw.*, 2(2): 97-108.

JÉGU M. & G.M. DOS SANTOS, 2002. - Révision du statut de *Myleus setiger* Müller & Troschel, 1844 et de *Myleus knerii* (Steindachner, 1881) (Teleostei : Characidae : Serrasalminae) avec une description complémentaire des deux espèces. *Cybium*, 26(1): 33-57.

JÉGU M. & G.M. DOS SANTOS, 1988. - Une nouvelle espèce du genre *Mylesinus* (Pisces, Serrasalmidae), *M. paucisquamatus*, décrite du bassin du rio Tocantins (Amazonie, Brésil). *Cybium*, 12(4): 331-341.

JÉGU M., SANTOS G.M. DOS & E. FERREIRA, 1989. - Une nouvelle espèce du genre *Mylesinus* (Pisces, Characiformes), *M. paraschomburgkii*, décrite du rio Uatumã et du rio Trombetas (Brésil, Amazonie). *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 22(1): 49-62.

JÉGU M., SANTOS G.M. DOS, KEITH P. & P.-Y. LE BAIL, 2002. - Description complémentaire et réhabilitation de *Tometes trilobatus* Valenciennes, 1850, espèce type de *Tometes* Valenciennes (Teleostei : Characidae : Serrasalminae). *Cybium*, 26(2): 99-122.

KNER R., 1860. - Zur Familie der Characinen. III. Folge. Der ichthyologischen Beiträge. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien*, 18: 9-62.

LASSO C.A., 1989. - Los peces de la Gran Sabana, Alto Caroni, Venezuela. *Mem. Soc. Cienc. nat. La Salle*, 49-50(131-134): 209-308.

LASSO C.A, ALLISON A.M. & R. PEREZ HERNANDEZ, 1989a. - Consideraciones zoogeograficas de los peces de la Gran Sabana (alto Caroni) Venezuela, y sus relaciones con las cuencas vecinas. *Mem. Soc. Cienc. nat. La Salle*, 49-50(131-134): 109-129.

LASSO C.A., NOVOA D. & F. RAMOS, 1989b. - La ictiofauna del lago de Guri: composicion, abundancia y potential pesqueiro. Parte I: consideraciones generales e ineventario de la ictiofauna del lago de Guri con breve descripcion de las especies de interes para la pesca deportiva y comercial. *Mem. Soc. Cienc. nat. La Salle*, 49-50(131-134): 141-158.

LOWE-McCONNELL R.H., 1964. - The fishes of the Rupununi savanna district of Bristish Guiana, South America. Part. 1. Ecological groupings of fishes species and effects of the seasonal cycle on the fish. *J. Linn. Soc. Lond. (Zool.)*, 45(304): 103-144

MACHADO-ALLISON A. 1982. - Studies on the systematics of the subfamily Serrasalminae (Pisces: Characidae). PhD Thesis, 267 p. Washington D.C.: The George Washington Univ.

MACHADO-ALLISON A., 1986. - Comparative osteology of the neurocranium and branchicranium in the genera of the Serrasalminae (Teleostei-Characidae). *Acta Biol. Venez.*, 12(Suppl. 2):1-75.

MACHADO-ALLISON A. & W. FINK, 1995. - Synopsis de las especies de la subfamilia Serrasalminae presentes en la Cuenca del Orinoco. Claves, diagnoses e ilustraciones. 90 p. Caracas: Conicit.

MERCKX A., JÉGU M. & G.M. DOS SANTOS, 2000. - Une nouvelle espèce de *Serrasalmus* (Teleostei : Characidae : Serrasalminae), *S. altispinis* n. sp., décrite du rio Uatumã (Amazonas, Brésil) avec une description complémentaire de *S. rhombeus* (Linnaeus, 1766) du plateau Guyanais. *Cybium*, 24(2): 181-201.

MÉRONA B. DE, SANTOS G.M. DOS & ALMEIDA R.G., 2001. - Short term effects of Tucurui Dam (Amazonia, Brazil) on the trophic organization of fish communities. *Env. Biol. Fish.*, 60: 375-392.

MIRANDA RIBEIRO A. DE, 1937. - Considerações preliminares sobre a zoogeografia Brasilica. IV. *O Campo*, *Rio de Janeiro*, 8: 58-59.

MÜLLER J. & F.H. TROSCHEL, 1844. - Synopsis generum et specierum familiae Characinorum (Prodromus descriptionis novorum generum et specierum). *Archiv. Naturgesch.*, 10(1): 81-99.

NELSON E.N., 1961. - The swim bladder in the Serrasalminae with notes on additional morphological features. *Feldania Zool.*, 39(56): 603-624.

NORMAN J.R.,. 1929. - The South American characid fishes of the subfamily Serrasalmoninae, with a revision of the genus *Serrasalmus*, Lacépède. *Proc. Zool. Soc. Lond.,* 4(30): 781-829.

VALENCIENNES A., 1850. - cf. Cuvier et Valenciennes.

WEITZMAN S.H., 1964. - The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanf. Ichth. Bull.*, 8(1): 1-77.

Reçu le 30 avril 2002.
Accepté pour publication le 22 juillet 2002.